UNIVERSITY OF VIRGINIA LIBRARY

Zellen-Studien

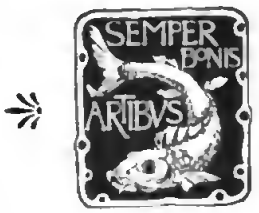
von

Dr. Theodor Boveri,
Professor an der Universität Würzburg.

Heft 5.

Ueber die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigel-Larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen.

Mit 2 lithographischen Tafeln und 7 Textfiguren.



UNIVERSITY
Jena

Verlag von Gustav Fischer
1905.

Sci/Tech. Lib.

QH
581
.B6
1887
31165
v.5

Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Digitized by Google

Inhaltsübersicht.

Seite

I. Einleitung 1
II. Nomenklatur 3
III. Spezieller Teil 4
a) Das Verhältnis der Kerngröße und Zellenzahl zwischen amphikaryotischen und arrhenokaryotischen Larven 6
b) Das Verhältnis der Kerngröße und Zellenzahl zwischen amphikaryotischen und diplokaryotischen Larven . 16
c) Ueber die Kernverhältnisse thelykaryotischer (künstlich parthenogenetischer) Larven 20
d) Die Kernverhältnisse einer partiell-thelykaryotischen Larve 22
e) Die Kernverhältnisse dispermer und im besonderen partiell-arrhenokaryotischer Larven 25
IV. Allgemeiner Teil 32
f) Kerngröße und Chromosomenzahl. Die Angaben von Y. Delage 32
g) Der Satz vom proportionalen Kernwachstum. Junges und ausgewachsenes Chromatin. Zur Theorie der Chromosomen-Individualität 37
h) Die Proportion zwischen Chromosomenzahl und Kernoberfläche 41
i) Das Verhältnis zwischen Kerngröße und Größe und Zahl der Zellen 45
k) Der Einfluß der Protoplasmamenge auf die Zellenzahl 50
l) Bemerkungen über die Zellenform der Echinidenlarven 56
m) Die Versuche von Gerassimow. Ueber das Verhältnis von Protoplasmawachstum und Kernwachstum . . 58
n) Verwandte Erfahrungen. Der Satz von der fixen Zellgröße 61
o) Ueber die Mesenchymzellenzahl von Bastardlarven . 69
p) Ueber die Mesenchymzellenzahl von Larven aus Eifragmenten 71
V. Zusammenfassung 73

I. Einleitung.

Die im Folgenden mitgeteilten Untersuchungen knüpfen an eine Beobachtung an, die ich im Jahr 1889 gemacht habe. Als ich damals Seeigelplutei, die ich aus kernlosen Eifragmenten, nach monospermer Befruchtung, isoliert gezüchtet hatte, mit gleichalterigen Plutei aus kernhaltigen Fragmenten verglich, konnte ich feststellen (7), daß diese beiderlei Larven, die im Uebrigen ganz gleichartig ausgebildet sind, sich sehr deutlich durch die Größe ihrer Kerne unterscheiden. Entsprechend der genau halb so großen Chromatinmenge, mit der das monosperme kernlose Fragment seine Entwickelung beginnt, zeigten sich auch die Kerne des aus ihm entstandenen Pluteus beträchtlich kleiner als die einer sonst gleichwertigen Larve mit normalem ersten Furchungskern. Aus diesem Befund leitete ich die Berechtigung ab, nun auch bei Massenkulturen, in denen kernhaltige und kernlose Fragmente gemischt vorlagen, aus der Kerngröße der Larven Schlüsse auf die Anwesenheit oder den Mangel des Eikerns zu ziehen.

Nachdem dieser Schluß von Seeliger (43), auf Grund einer Wiederholung eines Teiles meiner Versuche, beanstandet worden war, habe ich später (10) von zwei im Jahr 1889 isoliert gezüchteten Plutei von Echinus microtuberculatus, von denen der eine aus einem kernhaltigen, der andere aus einem kernlosen Fragment stammte, einige Kerne der Scheitelregion abgebildet, um daran den Unterschied der Kerngröße zu zeigen. Diese Bilder waren leider in zweierlei Hinsicht unvollkommen. Einmal waren die Lithographien nicht genau den Originalen entsprechend ausgefallen; sie zeigen den Größenunterschied der Kerne etwas zu

gering. Zweitens aber waren die Originale selbst, vor allem wegen der sehr geringen Zahl der gezeichneten Kerne bei beträchtlicher Schwankung der Kerngröße in jeder Larve, nichts weniger als glückliche Illustrationen des behaupteten Verhaltens. Es mag gestattet sein, zur Erklärung dieser Mangelhaftigkeit hier nachträglich noch einige Worte zu sagen. Als ich vor 15 Jahren während eines Osterferienaufenthalts an der zoologischen Station in Neapel jene Versuche anstellte und dabei die relative Kerngröße der Larven prüfte, führte ich dies in der Weise aus, daß ich gleich nach Fertigstellung der in Hämatoxylin gefärbten und in Glycerin eingebetteten Präparate aus entsprechenden Larvenregionen bei gleicher Vergrößerung vermittelst des Zeichenapparates eine größere Anzahl Kernkonturen skizzierte und die so erhaltenen Zeichnungen verglich. Diese Skizzen waren für mich ausreichend, um die Abhängigkeit der Kerngröße der Larven vom Chromatingehalt des Eies klar zu erkennen. Sie sollten dann bei der späteren Ausarbeitung durch neue, auch andere Verhältnisse berücksichtigende Zeichnungen nach den Präparaten ersetzt werden, und deshalb bewahrte ich sie gar nicht auf. Als dann aber nach einigen Monaten alle meine wichtigeren Präparate durch die Säurewirkung des Glycerins sowohl ihr Kalkskelett wie ihre Kernfärbung und damit ihre wesentlichsten Charaktere verloren hatten[1]) und ich sie im ersten Mißmut, sehr voreilig, wegwarf, war diese Absicht vereitelt. Nur durch Zufall waren jene beiden mangelhaften Skizzen der Kernverhältnisse, da sie sich auf einem mir sonst wertvollen Blatt befanden, erhalten worden; nnd so kamen sie als das einzige noch vorhandene Dokument in die Arbeit von 1895.

Seit jener Zeit stand es mir als eine Aufgabe vor Augen, nochmals das zur Prüfung unserer Frage nötige Material zu gewinnen; und nachdem es mir möglich war, mit Unterstützung der Königl. preußischen Akademie der Wissenschaften den Winter 1901/2 an der zoologischen Station zu Neapel zuzubringen und neben anderen Versuchen auch diese wieder vorzunehmen, bin ich nun in der Lage, jene alte Angabe mit einer Reihe von Beweisstücken zu belegen, die an ihrer Richtigkeit keinen Zweifel mehr lassen werden[2]).

1) Vgl. das in 10, p. 394 hierüber Gesagte.

2) In Kürze habe ich hierüber schon in meinem Aufsatz „Ueber mehrpolige Mitosen etc." (15) berichtet, sowie in der Schrift: „Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns" (18), wo sich auch bereits einige zugehörige Abbildungen finden.

War mir aber damals jenes konstatierte Größenverhältnis der Kerne nur Mittel zu einem anderen Zweck, so tritt es hier rein für sich selbst als ein celluläres und entwickelungsphysiologisches Problem auf, das eine eingehendere Behandlung wohl zu verdienen scheint.

II. Nomenklatur.

Ich hatte diese Arbeit vollständig niedergeschrieben, ohne neue Namen einzuführen. Der allgemein angenommene Ausdruck „Merogonie" schien geeignet, der Nomenklatur zu Grunde gelegt zu werden; im übrigen suchte ich mich mit Umschreibungen zu behelfen. Allein die ganze Darstellung hatte so sehr unter diesem konservativen Verfahren zu leiden, daß ich mich am Ende doch genötigt sah, eine einheitliche Terminologie für unseren Zweck zu bilden.

Der Name „Merogonie" ist von Delage (19) für die Entwickelung von befruchteten Eifragmenten ohne Eikern eingeführt worden. Allein die Bezeichnung „Merogonie" soll nach Delage nicht etwa ausdrücken, daß nur ein „Teilkern" vorhanden ist, so daß der „Merogonie" die normale Entwickelung als „Amphigonie" gegenüberzustellen wäre, sondern die Verbindung mit *μέρος* bedeutet bei Delage, daß die Entwickelung von einem Bruchstück des Eileibes ausgeht, und er unterscheidet je nach der Größe des Bruchstücks hemigonische, tritogonische Larven etc. Damit ist aber der Terminus zu einer konsequenten Anwendung und Weiterbildung mit Rücksicht auf die Kernverhältnisse unbrauchbar. Er bedeutet, streng genommen: Entwickelung aus einem Teil des Eies, und es ist im Grund nur folgerichtig, wenn z. B. Katharıner (33) die von ihm festgestellten Fortpflanzungsverhältnisse des Gyrodactylus als „natürliche Merogonie" bezeichnet hat.

Es scheint mir nun, daß die Ausdrücke, die ich im Folgenden vorschlage, nicht nur für die Verhältnisse, die uns hier beschäftigen, sondern allgemeiner brauchbar sein dürften. Ich bezeichne den einzelnen Vorkern des Eies, den ja schon E. Van Beneden „Halbkern", wenn auch in einem nicht ganz annehmbaren Sinne, genannt hatte, als Hemikaryon, im Speziellen den Eikern als Thelykaryon, den Spermakern als Arrhenokaryon. Auch alle Kerne, welche von isolierten Ei- oder Spermakernen ab-

stammen, sind Hemikaryen. Der erste Furchungskern und seine Abkömmlinge erhalten den Namen Amphikaryon. Durch die Reduktion in der Oo- und Spermatogenese entsteht aus dem Amphikaryon wieder das Hemikaryon. Ein normaler, aus einem befruchteten Ei entstandener Organismus ist sonach amphikaryotisch, ein aus einem befruchteten Ei ohne Eikern entstandener ist arrhenokaryotisch, ein durch künstliche Parthenogenese entstandener Seeigelpluteus ist thelykaryotisch. Die beiden letzteren sind in gleicher Weise hemikaryotisch.

Soll der Kernzustand eines solchen Keimes kurz bezeichnet werden, so lassen sich die Ausdrücke Amphikaryose, Hemikaryose etc. anwenden.

Haben sich die Chromosomen des ersten Furchungskerns ohne Kernteilung verdoppelt (siehe p. 16), so haben wir ein Diplokaryon, und es entsteht ein diplokaryotischer Organismus.

Organismen endlich, die im einen Bereich normale Kerne, im anderen nur Derivate eines Eikerns oder solche eines Spermakerns besitzen, heißen partiell-thelykaryotisch, bezw. partiell-arrhenokaryotisch. Es versteht sich bei diesem Ausdruck von selbst, daß der andere Teil des Organismus typisch-normal — amphikaryotisch — ist, wie wir ja auch, wenn wir z. B. von partiellem Riesenwuchs reden, ohne weiteres einen normalgroßen Teil des Körpers voraussetzen.

Dies wären die Ausdrücke, die im Folgenden Verwendung finden; es ist klar, daß die Art und Weise, wie sie gebildet sind, für weitere Spezialfälle Raum läßt.

III. Spezieller Teil.

Die Frage, ob die Chromatinmenge, mit der ein Organismus seine Entwickelung begonnen hat, in seinen späteren Zuständen noch nachwirkt, stellt uns vor die Aufgabe, gleichwertige Bereiche identischer Entwickeluugsstadien zu gewinnen, die sich von äquivalenten Ausgangszellen, aber mit verschiedenem, und zwar bestimmt verschiedenem Chromatinbestand ableiten. Diese Bedingungen können bei Seeigellarven in zweierlei Weise erfüllt werden, einmal dadurch, daß man verschiedene Larven miteinander vergleicht, welche aus gleichwertigen Eiern, nur mit verschiedener Chromatinmenge, hervorgegangen sind, zweitens, indem man von einer und derselben Larve verschiedene und zwar

symmetrische Bereiche vergleicht, von denen sich feststellen läßt, daß sie von Blastomeren mit verschiedener Chromatinmenge abstammen.

Es giht, soweit ich sehe, his jetzt drei Möglichkeiten, sich Vergleichsohjekte der ersten Art zu verschaffen, zwei Modi, solche der zweiten Art zu gewinnen, im ganzen also fünf Versuchsanordnungen, die ich im Folgenden aufzähle.

1) Es werden vom gleichen ♀ einerseits kernhaltige, andererseits kernlose Fragmente, nach monospermer Befruchtung mit Samen des gleichen ♂, zu Larven aufgezogen (Amphi- und Arrhenokaryose).

2) Es wird durch einen experimentellen Eingriff die erste Teilung des Eies unterdrückt und dasselbe dadurch gezwungen, seine Entwickelung mit der doppelten der normalen Chromatinmenge zu beginnen; als Vergleichsobjekt dienen die normalen Larven der gleichen Zucht (Amphi- und Diplokaryose).

3) Es wird von dem gleichen ♀ ein Teil der Eier befruchtet und seiner normalen Entwickelung überlassen, ein anderer zu parthenogenetischer Entwickelung gebracht (Amphi- und Thelykaryose).

4) Eine vierte Möglichkeit ist in der von mir (5) unter dem Namen „partielle Befruchtung" beschriebenen Abnormität gegeben, bei der in einem monosperm befruchteten Ei der ganze Spermakern in die eine Blastomere übergeht, während der Eikern in typischer Weise auf beide Zellen verteilt wird. Hier stammt also die Hälfte der Larve von einer Blastomere mit normaler, die andere von einer solchen mit der Hälfte der normalen Chromatinmenge ab (partielle Thelykaryose).

5) Einen ähnlichen Effekt hat Doppelbefruchtung in denjenigen Fällen, wo der eine Spermakern mit dem Eikern verschmilzt, der andere selbständig bleibt und wo dann zwei voneinander unabhängige dizentrische Figuren entstehen. Teilt sich ein solches Ei simultan in 4 Zellen, so enthalten 2 von ihnen doppelt so viel Chromatin als die beiden anderen (partielle Arrhenokaryose).

Voraussetzung für einwandsfreie Resultate bei allen diesen Versuchen ist, daß die Chromatinmenge in den Geschlechtszellen eines und desselben Individuums die gleiche und beim Männchen so groß ist wie beim Weibchen.

Ueber diese Verhältnisse habe ich bereits im Jahre 1890 (8) eingehende Beobachtungen mitgeteilt, welche unsere Forderung bestätigen. Ich vermochte damals bei Echinus microtuberculatus

für den sich isoliert teilenden Eikern, wie für den sich selbständig teilenden Spermakern 9 Chromosomen festzustellen, für die normale erste Furchungsspindel 18. Allerdings fand ich damals neben etwa 40 Fällen, welche diese Zahlen darboten, 4 mit einer größeren Chromosomenzahl, und wir müssen uns nach dieser Tatsache darauf gefaßt machen, daß durch solche Ahnormitäten unsere Versuchsresultate unter Umständen getrübt werden könnten. Doch sei gleich hier bemerkt, daß mir in der Gesamtheit aller meiner Versuche nur ein einziges Objekt vorgekommen ist, welches in seiner Kerngröße anders beschaffen war, als ich nach den Kernverhältnissen bei Beginn der Entwickelung erwartet hatte.

Im Uebrigen glaube ich zu der Annahme berechtigt zu sein, daß der Prozentsatz, in dem bei Echiniden abnorme Chromosomenzahlen in der Natur vorkommen, viel geringer ist, als es nach meinen damaligen Zählungen scheinen könnte. Es sind die Chromosomen von Seeigelkeimen seither von verschiedenen Forschern gezählt worden, so von Morgan (34), R. Hertwig (31), E. B. Wilson (50, 51), Y. Delage (19, 20), wobei sich, abgesehen von kleinen Schwankungen, welche vielleicht auf kaum zu vermeidende Fehler bei der Zählung zurückzuführen sind, eine vollkommene Konstanz ergab [1]). Auch ich selbst habe neuerdings bei nicht wenigen Zählungen an Echinus-, Strongylocentrotus- und Sphaerechinus-Eiern immer annähernd die gleichen Zahlen gefunden.

Danach können die Fehlerquellen dieser Art als so gering bezeichnet werden, daß sie für die richtige Beurteilung der Versuchsresultate bedeutungslos sind.

a) Das Verhältnis der Kerngröße und Zellenzahl zwischen amphikaryotischen und arrhenokaryotischen (merogonischen) Larven.

Zu diesen Versuchen eignet sich von den Neapler Species weitaus am besten Echinus microtuberculatus, weil sich seine Eier

1) Nur N. M. Stevens (45) hat, wie ich, bei Echinus microtuberculatus einige Ausnahmezahlen gefunden und gleichzeitig mit mir im Jahre 1902 die merkwürdige Tatsache festgestellt, daß die typischen Zahlen bei dieser Species 36—18 sind, während ich 1888, als ich meine ersten Zählungen anstellte, die Zahlen 18—9 gefunden hatte. Danach wäre anzunehmen, daß dieser Seeigel gleich dem Pferdespulwurm in zwei Varietäten vorkommt, von denen die eine doppelt so viele Chromosomen besitzt als die andere.

am leichtesten zerschütteln lassen und weil ihre feinkörnige Zellsubstanz die Anwesenheit oder das Fehlen des Kernes am klarsten feststellen läßt. Ich habe die Versuche in der nämlichen Weise ausgeführt, wie im Jahr 1889 (7). Die unbefruchteten Eier wurden durch kräftiges Schütteln in einem Reagenzröhrchen fragmentiert, das ganze Material dann durch mehrmaliges Absetzenlassen und Erneuern des Wassers gereinigt, worauf unter dem Mikroskop möglichst große kernlose und entsprechende kernhaltige Fragmente ausgewählt und isoliert wurden. Nachdem sich seither H. Winkler (53), E. B. Wilson (51) und Petrunkewitsch (39) des gleichen Verfahrens zur Gewinnung kernloser Eifragmente bedient haben, wird dessen Zuverlässigkeit keinem Einwand mehr begegnen.

Die von einem und demselben Weibchen isolierten kernlosen und kernhaltigen Bruchstücke wurden sodann mit Sperma des gleichen Männchens befruchtet und nach Eintreten der ersten Zellteilung kontrolliert. Nur die zur richtigen Zeit in zwei Zellen geteilten Eier wurden weiter gezüchtet, ungeteilte oder mehrteilige beseitigt.

Versuche dieser Art, so einfach sie an sich sind, hängen von einer Reihe von Umständen ab, und man darf nicht auf unfehlbares Gelingen rechnen. Aus zahlreichen Erfahrungen glaube ich schließen zu dürfen, daß, je leichter sich Eier zerschütteln lassen, um so leichter auch die sich entwickelnden Fragmente schädigenden Einflüssen erliegen. Auch individuell sind in dieser Beziehung die einzelnen Eier offenbar verschieden. Daß die Prozeduren des Isolierens sehr häufig schädigend wirken, davon kann man sich durch Vergleichung mit Massenkulturen leicht überzeugen. Auch ist, wie schon früher angedeutet, nicht zu bezweifeln, daß kernlose Fragmente im allgemeinen weniger widerstandsfähig sind als kernhaltige. Des weiteren ist zu beachten, daß nach meinen Versuchen an Strongylocentrotuseiern (14, 15) rein animale Fragmente sich nicht über das Blastulastadium hinaus entwickeln, was vermutlich für Echinus gleichfalls gilt. Auch dieses Moment kann unter Umständen zu Mißerfolgen führen.

So ist es erklärlich, daß auch unter meinen Versuchen im Winter 1901/1902 zuerst mehrere waren, die aus dem einen oder anderen Grund ungenügend oder wenigstens nicht ganz befriedigend ausfielen, bis endlich einer in jeder Hinsicht so tadellos gelang, daß damit dieser Teil der gestellten Aufgabe als erledigt betrachtet werden durfte. Ich setze die Ergebnisse dieses letzten Versuches

an den Anfang, um dann noch auf einige der vorausgehenden zurückzukommen.

Versuch vom 31. März 1902.

Es wurden aus zerschüttelten Eiern von Echinus microtuberculatus einerseits 21 kernhaltige, andererseits 36 kernlose Stücke isoliert und dann befruchtet. Die kernhaltigen lieferten 13, die kernlosen 7 wohlgebildete Plutei, welche jedoch sämtlich in ihrer Entwickelung so träg waren, daß erst am 3. April das Stadium des jungen Pluteus erreicht war, in welchem sie durch Formolzusatz getötet wurden.

Zwei in Größe und Form nahezu übereinstimmende Objekte sind in Figg. 1a und 2a (Taf. I) abgebildet, das erstere aus einem der isolierten kernhaltigen, das letztere aus einem der kernlosen Fragmente stammend. Ein auffallender Unterschied liegt in der völligen Pigmentlosigkeit der hemikaryotischen Larve. Auch 4 andere der 7 hemikaryotischen Plutei zeigten diese Eigentümlichkeit. In der Nachbarschaft des Skelettes waren, wie die Figuren zeigen, einzelne der primären Mesenchymzellen (Kalkbildner) mit Sicherheit an ihrer glatten kugeligen Oberfläche zu erkennen. Man bemerkt, daß die der hemikaryotischen Larve erheblich kleiner sind; die Durchmesser verhalten sich ungefähr wie 3 : 4.

Die Analwand dieser beiden Plutei nach den gefärbten Präparaten ist in Figg. 1b und 2b gezeichnet. Die Kerne sind so genau wie möglich mit dem Zeichenapparat eingetragen; außerdem wurden bei Anfertigung der Zeichnungen noch Photogramme zu Hilfe genommen, welche ich der Freundlichkeit des Herrn Kollegen Sobotta verdanke. Ich hatte ursprünglich die Absicht gehabt, die festgestellten Kernverhältnisse durch Reproduktionen solcher Photographien zu illustrieren, mußte mich aber alsbald überzeugen, daß damit sehr wenig genützt wäre. Bei der starken Krümmung der Larvenflächen, welche bei stärkerer Vergrößerung immer nur ganz wenige Kerne scharf einzustellen erlaubt, sind die Photographien so unvollkommen und gehen besonders von den nicht scharf abgebildeten Kernen so ungenaue Bilder, daß eine sorgfältig ausgeführte Zeichnung bei weitem vorzuziehen ist. Ich glaube dafür einstehen zu können, daß der Größenunterschied der Kerne, wie ihn die Figuren zeigen, jedenfalls nicht übertrieben ist.

Figg. 1c und 2c zeigen bei stärkerer Vergrößerung kleine Stücke optischer Durchschnitte von entsprechenden Stellen der

Scheitelwand der beiden Plutei; ich komme auf diese Bilder unten zurück.

Wie ich schon bei anderer Gelegenheit (15, 18) kurz mitgeteilt habe, steht in engster Beziehung zu dem Verhältnis der Kerngröße der beiderlei Larven eine Proportion der Kernzahl und also auch der Zellenzahl. Schon ein flüchtiger Blick auf Figg. 1b und 2b lehrt, daß die großkernige amphikaryotische Larve auf gleichem Bereich erheblich weniger Kerne besitzt als die kleinkernige hemikaryotische. Zahlenmäßig habe ich darüber Folgendes festgestellt. Auf den Zeichnungen der Figg. 1b und 2b wurden die Ektodermkerne der indifferenten Körperwand (also mit Ausschluß der Wimperschnurkerne) gezählt, was für die amphikaryotische Larve 167, für die hemikaryotische 317 ergab.

Für eine Zählung der Wimperschnurkerne sind die beiden, in ziemlich kleinem Maßstab ausgeführten Zeichnungen nicht genau genug. Es liegen nämlich, besonders in der kleinkernigen Larve, die Kerne durchgehends in mehreren Schichten; nur die höchsten und sich nicht deckenden sind in den Figuren wiedergegeben. Zum Zweck der Zählung wurde von jeder Larve mit stärkerer Vergrößerung die Hälfte des analen Wimperschnurbereichs von der Medianebene bis zur Umbiegung in die Seitenregion mit Ausschluß der Randpartie, wo sich die Kerne zu decken beginnen, genau gezeichnet. Es ergab

die amphikaryotische Larve 86 Kerne
die hemikaryotische „ 163 „

Sonach besäße die aus dem kernhaltigen Fragment stammende Larve etwas über halb so viele Kerne als die aus dem kernlosen. Natürlich sind diese Zählungen nur annähernd genau, und es ist sehr wohl möglich, daß bei Zählung sämtlicher Kerne der beiden Larven das Ergebnis ein etwas anderes wäre. Aber daß das Verhältnis ungefähr das von 1 : 2 ist, ist sicher.

Die übrigen Larven der beiden Kategorien stimmen mit den beschriebenen überein. Sämtliche amphikaryotische Plutei des Versuches weisen in Größe und Dichtigkeit der Kerne die Verhältnisse der Fig. 1b auf. Die 6 hemikaryotischen Plutei, die der Versuch außer dem beschriebenen noch ergeben hatte, zeigten sich kleinkernig und entsprechend vielzellig. Leider gingen sie, ehe ich sie genauer untersuchen konnte, durch eine Ungeschicklichkeit verloren, so daß ich speziellere Angaben über sie nicht machen kann.

Versuch vom 25. März 1902.

Aus fragmentierten Eiern von Echinus microtuberculatus wurden 24 kernlose Stücke isoliert und dann befruchtet. Nur 11 davon zeigten typische Zweiteilung und wurden weitergezüchtet. Das Ergebnis dieser Zucht war sehr ungünstig; es entwickelte sich nur eine einzige normale Gastrula, die, da sie über dieses Stadium nicht hinauszugehen schien, am 27. März getötet wurde.

Von den isolierten kernhaltigen Fragmenten wurden 15 typisch zweigeteilte weitergezüchtet. Zwei davon, welche sich in sehr kleinen Schälchen befanden, wurden während der Gastrulation krank und deshalb aufgegeben. Die übrigen 13 entwickelten sich zum größeren Teil gut; am 27. März wurden gleichzeitig mit der hemikaryotischen Gastrula 2 möglichst ähnliche amphikaryotische konserviert. Die übrigen 11 hatten am 28. März 7 normal gebildete Plutei ergeben, die nun abgetötet wurden.

Gleichzeitig mit diesen wurden die aus dem allgemeinen Schüttelmaterial entstandenen Larven getötet und die Zwerglarven herausgesucht. Endlich wurden zur gleichen Zeit Plutei einer normalen Kontrollzucht von den gleichen Eltern konserviert.

Der Versuch ergab also nur ein einziges isoliert gezüchtetes arrhenokaryotisches Objekt vom Stadium der fertigen Gastrula, zu diesem zwei ungefähr entsprechende, isoliert gezüchtete Vergleichsobjekte aus kernhaltigen Fragmenten. Figg. 3 und 4 zeigen eine Anzahl Ektodermkerne der beiden amphikaryotischen Larven, Fig. 5 eine entsprechende Region der hemikaryotischen. Sowohl das Verhältnis in der Größe, wie in der Dichtigkeit der Kerne ist genau das gleiche wie im vorigen Versuch.

Des weiteren wurden die 7 Plutei, die aus den kernhaltigen Fragmenten hervorgegangen waren, auf ihre Kernverhältnisse untersucht. Sie zeigen ganz übereinstimmend die Kerngröße und ungefähr die Dichtigkeit des Pluteus der Fig. 1. Desgleichen stimmen 50 beliebig ausgewählte und dann auf Größe und Zahl der Kerne untersuchte Plutei der normalen Kontrollzucht vollkommen miteinander überein. Aber, was nun noch speziell hervorzuheben ist, die Kerngröße aller dieser sicher amphikaryotischen Larven von sehr verschiedener Größe und im Stadium zwischen weit vorgeschrittenen Gastrulae und wohlausgeprägten Plutei sich bewegend, ist wesentlich die gleiche und schwankt innerhalb von Grenzen, welche gegenüber dem Gegensatz,

Digitized by Google

in dem alle diese Objekte zu der hemikaryotischen Gastrula (Fig. 5) stehen, verschwinden.

Mit dieser Gleichartigkeit kontrastiert in der zu erwartenden Weise das Ergebnis der Prüfung der aus dem Schüttelmaterial in Massenkultur entstandenen Zwerglarven. Es ist klar, daß darunter sowohl amphikaryotische wie hemikaryotische Objekte sein müssen, und demgemäß finden sich hier Zwergplutei von zwei aufs klarste unterschiedenen Kerntypen. Die einen weisen die Kerngröße der Normallarven und der isolicrt gezüchteten amphikaryotischen Zwergplutei auf, die anderen verhalten sich in Größe und Zahl der Kerne zu ihnen wie der hemikaryotische Pluteus der Fig. 2 zu dem amphikaryotischen der Fig. 1. Nur ist es in der Massenkultur, wo die schädigende Wirkung des Isolierens wegfällt, leicht, von beiden Typen ältere Plutei mit wohlentwickelten Anal- und Oralarmen zu erzielen.

Mit unseren letzten Konstatierungen sind einige Fragen berührt, deren genauere Erörterung an dieser Stelle eingeschaltet sein mag. Sollen die Untersuchungsergebnisse streng beweisend sein, so ist die Voraussetzung zu machen, daß die normalen Larven eines Elternpaares hinsichtlich ihrer Kerngröße und relativen Kernzahl einen völlig gleichartigen Typus darstellen. Würden unter ihnen solche Verschiedenheiten vorkommen, wie zwischen Figg. 1b und 2b oder zwischen Figg. 4 und 5, so würde auch bei isolierter Züchtung unser Ergebnis nichts beweisen. Es ist daher notwendig, über diesen Punkt volle Sicherheit zu gewinnen.

Es ist soeben für den letztbesprochenen Versuch konstatiert worden, daß 50 beliebig ausgewählte Plutei der normalen Kontrollzucht hinsichtlich der Größe und Dichtigkeit der Kerne sich vollkommen gleichartig beschaffen zeigten, und es ist nun noch hinzuzufügen, daß Abweichungen überhaupt nicht zur Beobachtung kamen.

Diese durchgängige Uebereinstimmung zwischen den normalen Larven einer Zucht habe ich auch bei anderen Proben gefunden. Ich habe außerdem einen meiner Schüler, Herrn Dr. H. Schmidt, veranlaßt, an einer von mir in Neapel konservierten Serie von Echinus microtuberculatus, die in Etappen von 20 Minuten die Stadien von der zehnstündigen Blastula bis zum Pluteus umfaßt, eine Vergleichung der Kerngröße vorzunehmen. Die Arbeit des Herrn Schmidt ist inzwischen erschienen (42). Es ist demselben kein einziges normal gebildetes Exemplar vorgekommen, welches

von der seinem Stadium zukommenden Kerngröße abgewichen wäre. Es heißt in der Arbeit (p. 331): „Besonders betonen möchte ich noch, daß alle Larven des gleichen Stadiums in ihrer Kerngröße so gleichartig sind, daß die etwa vorhandenen Verschiedenheiten unter die Grenze der beim Messen und Zeichnen unvermeidlichen Fehler fallen."

Wenn es also auch nach den Feststellungen Seeligers (43, 44) keinem Zweifel unterliegen kann, daß unter Umständen auch in Zuchten, die aus unfragmentierten Eiern stammen, Larven von typischer Größe mit sehr kleinen Kernen vorkommen können, so müssen dies nach meinen Erfahrungen doch so seltene Ausnahmen sein, daß sie die Sicherheit unseres Ergebnisses, wonach die Kerngröße der Larve von der Chromosomenzahl der ersten Furchungsspindel abhängig ist, nicht beeinträchtigen können. Vielmehr wird man umgekehrt aus diesem unseren Resultat schließen müssen, daß jene von Seeliger beobachteten Larven aus Eiern mit abnorm geringer Chromatinmenge hervorgegangen sind. Hiebei wäre, was Seeliger selbst schon in Erwägung gezogen hat, vor allem an Parthenogenese zu denken. Aber auch andere abnorme Vorgänge, z. B. Chromatinverschleppungen, wie sie für die Furchung von M. Boveri (2) eingehend beschrieben worden sind, könnten, wenn sie während der Reifungsteilungen sich ereignen würden, zur Erklärung der Seeligerschen Befunde in Betracht kommen.

Bei unseren bisherigen Vergleichungen ist die Forderung erfüllt worden, daß die verglichenen Larven das gleiche Entwickelungsstadium repräsentieren, das ja von der Gastrulation an mit Sicherheit bestimmt werden kann. Es wäre unzulässig, eine Gastrula mit einer Blastula zu vergleichen, da in der fraglichen Entwickelungsperiode die Kerngröße beträchtlich abnimmt (vergl. H. Schmidt, 42). Dagegen ist, wie H. Schmidt festgestellt hat, die Kerngröße von der fertigen Gastrula bis zum Pluteus nahezu konstant, was ich nach eigenen Beobachtungen bestätigen kann. Die Forderung gleichen Entwickelungsstadiums braucht also vom Gastrulastadium an nicht mehr streng beobachtet zu werden, wenigstens was die Größe der Kerne anlangt; für die Kernzahl in einem bestimmten Larvenbezirk dagegen ist es unerläßlich, genau gleich weit entwickelte Larven in Parallele zu stellen.

Eine weitere Frage ist die, ob nur Exemplare von gleicher Größe oder auch ungleich große verglichen werden dürfen. Sowohl Morgan (34) als ich (10) hatten nach unseren

Beobachtungen an jungen Keimen die Forderung aufgestellt, daß nur gleich große Objekte verglichen werden dürften, indem die Größe des Kernes von der Größe der Zelle, in die er eingeschlossen ist, abhängig sei. Diese Beobachtungen waren zwar, wie ich mich wieder überzeugt habe, korrekt; allein dieses Moment kommt für spätere Stadien, die allein bei unseren Vergleichungen eine Rolle spielen, deshalb nicht in Betracht, weil — unter der Voraussetzung gleicher Kernmenge — die Zellgröße schließlich in allen Keimen, mögen sie aus großen oder kleinen Stücken hervorgegangen sein, gleich ist. Die kleinen Larven enthalten eben weniger, die größeren mehr Zellen, ein Verhältnis, auf das ich im allgemeinen Teil zurückzukommen habe.

Dem entspricht es nun, daß ich bei Vergleichung verschieden großer, aus isolierten kernhaltigen Fragmenten gezüchteter Gastrulae und Plutei untereinander und mit normalen Gastrulae und Plutei der gleichen Eltern die Kerngröße identisch oder nur in so unbedeutendem Grad verschieden fand, daß der Unterschied vernachlässigt werden darf (vergl. p. 10). Die Vergleichung verschieden großer Stücke in Bezug auf die Kerngröße ist also jedenfalls vom Stadium der fertigen Gastrula an vollkommen zulässig.

Eine letzte Frage ist die, ob nur Larven gleicher Eltern verglichen werden dürfen, oder ob die Kernverhältnisse bei einer und derselben Species so gleichartig sind, daß man auch Larven aus verschiedenen Zuchten vergleichen darf.

Soweit meine Erfahrungen reichen, ist das letztere der Fall. Ich habe die Frage speziell bei Echinus genauer geprüft und für alle im Winter und Frühjahr 1902 gezüchteten Gastrulae und Plutei gefunden, daß sie Kerne von nahezu gleicher mittlerer Größe besitzen. Es sei zur Illustration dieses Satzes auf Figg. 1c, 2c, 3, 4, 5, 6 (Taf. I) und 25b (Taf. II) verwiesen. Figg. 1c, 3 und 4 und die linke Hälfte von Fig. 25b [1]) zeigen Amphikaryen aus drei verschiedenen Zuchten, Figg. 2c, 5, 6 und die rechte Hälfte von Fig. 25b enthalten Hemikaryen von vier verschiedenen Kulturen. Die Kerngrößen bei diesen verschiedenen Objekten sind so gleichmäßig wie in einer und derselben Larve.

Auf Grund dieser Feststellungen können noch zwei Versuche, die den oben gestellten strengen Anforderungen (gleiche Eltern,

1) Auf diese Figur komme ich im Abschnitt e) zurück.

gleiche Größe, isolierte Zucht etc.) in einer oder der anderen Hinsicht nicht genügen, zur Bestätigung unseres Satzes, daß kernlose Eifragmente Larven mit in bestimmtem Verhältnis kleineren und zahlreicheren Kernen liefern, als kernhaltige, herangezogen werden.

Versuch vom 4. Februar 1902.

Bei Gelegenheit eines anderen Versuches wurde ein sehr schönes kernloses Fragment von Echinus microtuberculatus isoliert und nach normaler Befruchtung allein aufgezogen. Zur Kontrolle wurde ein etwa gleich großes kernhaltiges Stück isoliert. Das letztere entwickelte sich nicht über das Stadium einer pathologischen Blastula mit ganz rudimentärem Urdarm hinaus, aus dem merogonischen Keim war am 6. Februar ein junger Pluteus entstanden, der am 7., nicht wesentlich weiter entwickelt, konserviert wurde.

Als Vergleichsobjekte mußten in diesem Fall die Plutei der normalen Kontrollzucht benutzt werden, was nach dem oben Gesagten zulässig ist. Das Verhältnis der Korngröße war das zu erwartende. Weiterhin konnten aber noch die hemikaryotischen Larven anderer Zuchten zum Vergleich herangezogen werden, und hier ergab sich nun die genaueste Uebereinstimmung. Fig. 6 stellt eine Anzahl Kerne aus der Scheitelwand unserer hemikaryotischen Larve dar; dieselben sind genau so groß, wie die Hemikaryen anderer Zuchten, und ebenso stimmt die Dichtigkeit der Kerne mit der des hemikaryotischen Pluteus der Fig. 2b vollkommen überein.

Versuch vom 5. Dezember 1901.

Es wurden Eier von Strongylocentrotus lividus zum Zweck der Fragmentierung geschüttelt, das Schüttelmaterial befruchtet und als Ganzes gezüchtet. Am 7. Dezember wurde das ganze Material abgetötet; die Ganzkeime waren bereits zu „Prismen“ entwickelt, die Fragmentlarven befanden sich auf dem Stadium der fertigen Gastrula. Diese Zwerggastrulae von sehr verschiedener Größe lassen, soweit sie gesund sind, aufs schärfste zwei Typen unterscheiden, einen *großkernigen und einen kleinkernigen*, von denen jeder alle Larvengrößen umfaßt. Dem ersteren gehören die beiden Gastrulae der Figg. 13 und 14a (Taf. II) an, dem letzteren die der Figg. 15 und 16a, alle vom animalen Pol gesehen. Vergleicht man zunächst die verschieden großen Larven des gleichen Typus, so erkennt man, daß sie nicht nur

in der Größe der Kerne aufs beste übereinstimmen, sondern auch in der Dichtigkeit ihrer Lagerung. Auf 4 mittleren qcm enthält Fig. 13 54 Kerne, Fig. 14a 58 Kerne, während die entsprechenden Zahlen für die beiden kleinkernigen Larven 104 und 115 sind.

Um das Verhältnis der Zellenzahl der beiden Typen zu beurteilen, können uns bei ihrer fast gleichen Größe die Larven der Figg. 14a und 16a dienen. Die erstere läßt in der gezeichneten Ektodermfläche 134, die letztere 244 Kerne zählen; die mittleren 4 qcm zeigen, wie oben erwähnt, 58, bezw. 115 Kerne. Die großkernige Gastrula enthält also ungefähr halb so viele Zellen als die kleinkernige.

Nicht so genau vergleichbar sind die Gastrulae der Figg. 13 und 15, da die letztere etwas größer ist. Immerhin vermögen auch die hier gewonnenen Zahlen das eben ausgesprochene Resultat zu bestätigen. Die gezeichnete Ektodermfläche von Fig. 13 enthält 190, die von Fig. 15 345 Kerne; die mittleren 4 qcm ergeben die Zahlen 54 und 104.

Auch die Zahl der primären Mesenchymzellen ist in den kleinkernigen Larven annähernd doppelt so groß wie in den großkernigen von gleichem Durchmesser; doch vermochte ich an den Dauerpräparaten, nachdem schon einzelne Zellen des sekundären Mesenchyms sich zu zerstreuen begonnen hatten, völlig exakte Zählungen nicht auszuführen. Ich komme auf diesen Punkt im Abschnitt p) zurück.

In Figg. 14b und 16b sind einige Ektodermkerne der Larven 14a und 16a bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet; sie stehen ungefähr im gleichen Verhältnis, wie die von Figg. 1c und 2c oder wie die von Figg. 4 und 5.

Endlich ist noch zu erwähnen, daß die Kerne des großkernigen Zwergtypus in ihrer Größe ziemlich genau mit denen der prismatischen Gauzkeime übereinstimmen.

Die Deutung dieses Resultats kann nicht zweifelhaft sein. Das Ausgangsmaterial enthält ganze Eier, kernhaltige und kernlose Fragmente. Nachdem durch isolierte Züchtung amphikaryotischer und hemikaryotischer Keime nachgewiesen ist, daß die Kerngröße der Larven der Chromatinmenge der ersten Furchungsspindel proportional ist, läßt sich mit voller Sicherheit behaupten, daß die Gastrulae vom Typus der Figg. 13 und 14 aus kernhaltigen, die vom Typus der Figg. 15 und 16 aus kernlosen Fragmenten entstanden sind.

b) Das Verhältnis der Kerngröße und Zellenzahl zwischen amphikaryotischen und diplokaryotischen Larven.

Bei Versuchen, die es nötig machten, die Dotterhaut zu entfernen, was nach den Angaben von Driesch durch kurzes Schütteln einige Minuten nach der Besamung mit Leichtigkeit gelingt, machte ich die Beobachtung, daß das Schütteln in einem nicht unbeträchtlichen Prozentsatz von Eiern einen abnormen mitotischen Prozeß zur Folge hat. Es unterbleibt nämlich in diesen Fällen die Teilung des Spermozentrums, und man findet zur Zeit, wo in den normalen Eiern der Amphiaster ausgebildet ist, einen großen annähernd zentral gelegenen Monaster vor, dem die Chromosomen in Form einer Kugelschale angelagert sind (vergl. Th. Boveri 15, 17, 18, M. Boveri 2).

Die Zählung der Chromosomen in solchen „Monastereiern" ergab, wie nicht anders zu erwarten, die gleiche Durchschnittszahl wie in einer normalen ersten Furchungsspindel, nämlich 34—36. Ganz ebenso wie im normalen Verlauf zerfallen diese Elemente in je 2 Tochterelemente. Während aber das normale Ei sich nunmehr teilt und die Tochterelemente zur Hälfte in die eine, zur Hälfte in die andere Tochterzelle übergehen, um hier ruhende Kerne zu bilden, kehrt das Monaster-Ei in der Regel ungeteilt in den Ruhezustand zurück; alle 72 Tochterelemente werden in einem ruhenden Kern von beträchtlicher Größe, einem Diplokaryon, vereint.

In der Mehrzahl der Fälle tritt in der nächsten Teilungsperiode ein Amphiaster[1]) auf, und das „Monaster-Ei" sieht jetzt aus wie ein normales Ei mit der ersten Furchungsspindel. Tötet man es nun aber auf diesem Stadium ab, so enthält die Teilungsfigur, wie vorauszusehen, ca. 72 Mutterelemente, also die doppelte Normalzahl.

Wir haben somit hier, verglichen mit einem normalen Keim, den gleichen Gegensatz, wie wenn wir zwei gleich große, monosperm befruchtete Eifragmente, das eine mit, das andere ohne Eikern, sich nebeneinander entwickeln lassen, nur mit dem Unterschied, daß es sich in unserem jetzigen Falle in den beiden Vergleichsobjekten um doppelt so große Chromatinmengen handelt wie dort.

---

1) Nicht ganz selten entstehen zu dieser Zeit in unseren Eiern drei- oder vierpolige Figuren.

Was nun die Entwickelung der Monaster-Eier anlangt, so sei zunächst über ihre Furchung kurz bemerkt, daß sie nach meinen Erfahrungen stets vom normalen Furchungstypus, aber in verschiedener Weise, abweicht. Der klarste Fall, den ich gesehen habe, ist der, daß sich das Ei genau wie eine isolierte $^1/_4$-Blastomere furcht. Es zerfällt zuerst durch eine ungefähr äquatoriale Furche in 2 annähernd gleich große Blastomeren, von diesen gibt dann die vegetative eine Mikromere ab, während sich die animale durch eine meridionale Teilungsebene in 2 gleich große Zellen zerlegt. Die Mikromere liefert dann noch eine kleinste Mikromere.

Andere Monaster-Eier zeigen eine Art Halbfurchung mit 2 Mikromeren, wieder andere machen die zwei ersten Teilungsschritte in typischer Weise durch und bilden dann sofort sog. vorzeitige Mikromeren.

Diese Tatsachen lehren, wie nebenbei bemerkt sein mag, daß die typische Aufeinanderfolge von Spindelstellungen und damit von Teilungsebenen nicht in einer dauernden festen Eistruktur begründet ist, sondern daß die Konstitution des Eies während der Entwickelung und infolge Einleitung der Entwickelungsprozesse bestimmt gerichtete Veränderungen erfährt, welche der Reihe nach verschiedene gegenseitige Lagerung der Teilungszentren bewirken. Es gibt bei dieser Umwandlung der Eistruktur eine Periode, während deren die Spindeln in der äquatorialen Ebene (karyokinetischen Ebene) des Eies liegen, dann eine solche, wo sie zu dieser senkrecht stehen u. s. w. Wird, wie es im Monaster-Ei der Fall ist, die Entwickelung, d. h. der Ablauf der karyokinetischen Vorgänge eingeleitet, ohne daß es zunächst zu einer Vermehrung des einfachen Zentrums und damit zur Kern- und Zellteilung kommt, so wird die erste Periode der horizontalen Spindelstellungen zum Teil oder ganz übersprungen und das Ei ist, wenn es nun die Teilung beginnt, so verändert, daß es der normalen $^1/_2$- oder $^1/_4$-Blastomere entspricht und sich wie diese furcht.

Wie nun aus der isolierten $^1/_2$- und $^1/_4$-Blastomere und auch bei künstlich abgeänderter Furchung des ganzen Eies, nach den Feststellungen von Driesch, eine normale Larve resultieren kann, so ist dies auch bei den Monaster-Eiern der Fall. Allerdings habe ich aus solchen Eiern niemals einen völlig gesunden Pluteus entstehen sehen. Die meisten „Monasterlarven“ können auf diesen Namen überhaupt keinen Anspruch machen. Bei ihnen liegt der Darm der Vorderwand angelagert, von trübem „Mesenchym“ dicht eingehüllt, ist nur zweigliederig und ohne Mund. Das Skelett ist

sehr rudimentär, die Scheitelpartie ballonartig aufgetrieben und im Gegensatz zu dem trüben anderen Bereich ganz durchsichtig. Die besten Larven, die ich erhalten habe, sistierten die Entwickelung in der Form des Jungpluteus, sie besaßen den typischen dreigliederigen Darm mit Mundanlage und auch das typische Skelett. Es ist nicht uninteressant, daß sonach die Aussichten auf normale Entwickelung bei abnorm geringer Chromatinmenge (Hemikaryose) wesentlich günstigere sind als bei abnorm großer.

Leider traten gerade bei den Zuchten, welche ich zum Zweck der Kernvergleichung angesetzt hatte, solche wohlentwickelte Larven nicht auf; auf dem Gastrulastadium waren viele noch normal, beim Uebergang zum Pluteus wurden sie mehr oder weniger pathologisch. Unter diesen Umständen mußte ich mich bei der Vergleichung mit den Normallarven, wenigstens hinsichtlich des Verhältnisses der Zellenzahl, auf das Gastrulastadium beschränken. Erst nachträglich habe ich mir klar gemacht, daß die zu gleicher Zeit abgetöteten Gastrulae des normalen und abnormen Typus einander nicht genau gleichwertig sind. Nicht nur, daß die Monasterlarve hinter der aus der gleichen Zucht stammenden Normallarve um den ersten Teilungsschritt zurücksteht, gehen überdies die ersten Teilungen bei den Monasterlarven ziemlich träg von statten. Die Monastergastrulae sind also gegenüber den normalen in ihrer Entwickelung etwas zurück. Immerhin kann der Fehler, der dadurch bei unserer Vergleichung entsteht, nicht so groß sein, um das Resultat wesentlich zu beeinträchtigen.

Versuch vom 1. April 1902.

Eier von Strongylocentrotus wurden kurz nach der Befruchtung geschüttelt, bis bei den meisten die Dotterhaut entfernt war. Auf dem Stadium der ersten Spindel zeigte sich neben den typischen Eiern mit 2 Sphären eine beträchtliche Zahl mit einer großen zentralen Sphäre (Monaster). Zur Zeit, wo an den ersteren die Zweiteilung eingetreten war, wurden eine Anzahl dieser Monaster-Eier und zum Vergleich ungefähr ebenso viele zweigeteilte isoliert. Nach 24 Stunden war die Gastrulation erfolgt, und es wurden aus beiden Zuchten einige Objekte konserviert.

Figg. 18a und 19a (Taf. II) stellen 2 solche Gastrulae in der Ansicht vom animalen Pol dar, die erste aus einem normal zweigeteilten, die letztere aus einem Monaster-Ei stammend. Daß die erstere etwas weiter entwickelt ist, geht aus ihrer klar bilateralen

Gestalt und der fast vollendeten Ordnung der primären Mesenchymzellen hervor. So mag auch die viel größere Wandstärke der Monasterlarve zum Teil durch die Verschiedenheit des Stadiums bedingt sein.

Völlig vergleichbar nach Zahl und Größe sind jedenfalls die Zellen des primären Mesenchyms, da diese in der fraglichen Periode keine Teilungen erfahren. Die amphikaryotische Larve enthält 43, die diplokaryotische 23 Mesenchymzellen, also annähernd die Hälfte. Dafür sind nun die letzteren sehr beträchtlich größer, ihr Volumen beträgt schätzungsweise das Doppelte[1]).

Figg. 18b und 19b zeigen die beiden Larven in gleicher Ansicht als gefärbte Balsampräparate, Figg. 18c und 19c einige ihrer Ektodermkerne stärker vergrößert. Die Zeichnung der amphikaryotischen Larve (Fig. 18b) läßt 378, die der diplokaryotischen 181 Ektodermkerne zählen. Es wurden dann in beiden Zeichnungen die Kerne einer mittleren Region von 4 qcm gezählt; diese Zählung ergab für Fig. 18b 71, für Fig. 19b 31 Kerne. Die Zellenzahl der diplokaryotischen Larve bleibt also im Ektoderm etwas unter der Hälfte, wogegen sie im primären Mesenchym über der Hälfte steht. Dies dürfte wieder darauf hinweisen, daß die Wände der Monasterlarve in ihrer Zellenzahl ein relativ jüngeres Stadium repräsentieren. Da jedoch die Zahl der Teilungen in dieser Entwickelungsperiode, wie die Abbildungen der beiden Larven und die Feststellungen von H. Schmidt (42) lehren, keine beträchtliche ist, so würde man für eine Monasterlarve von genau dem Stadium der in Fig. 18 abgebildeten Normallarve

1) Alle Monastergastrulae dieses Versuches zeigten ähnliche um 20 schwankende Zahlen. Dagegen habe ich bei zwei früheren Zuchten mehrfach eine viel geringere Zahl gefunden, nämlich zwischen 9 und 13, dafür von ganz besonderer Größe. Das ist also nur ungefähr $^1/_4$ der Normalzahl. Wie diese Befunde zu erklären sein möchten, vermag ich, da ich bei den betreffenden Objekten weder ihre Furchung verfolgt, noch ihre Kerngröße untersucht habe, nicht anzugeben. Als Vermutung sei Folgendes geäußert. Da bei manchen Monaster-Eiern eine sehr lange Zeit vergeht, ehe der Amphiaster auftritt, erscheint es möglich, daß während des Monasterzustandes zwei mitotische Prozesse ablaufen, wodurch die Chromosomenzahl sich auf das Vierfache der Normalzahl erhöhen würde. Eine solche Vermehrung der Chromatinmenge würde aber nach den sonstigen Feststellungen eine Verminderung der Zellenzahl auf etwa $^1/_4$ bedingen müssen.

zwar etwas mehr und vielleicht etwas kleinere Kerne zu erwarten haben, ohne daß jedoch der Unterschied ein sehr erheblicher sein kann.

In Fig. 20 sind einige Kerne aus der Oralwand eines normalen Pluteus der gleichen Zucht wiedergegeben, in Fig. 21 bei gleicher Vergrößerung eine Anzahl entsprechender Kerne der besten in dem gleichen Versuch entstandenen Monasterlarve, die sich nicht über das Stadium eines krankhaften jugendlichen Pluteus hinaus entwickelt hatte. Der Gegensatz der Kerngröße ist ähnlich, wenn auch etwas geringer, wie zwischen den beiden Gastrulae. Eine weitere Vergleichung ist bei der abnormen Beschaffenheit der diplokaryotischen Larve ausgeschlossen.

c) Ueber die Kernverhältnisse thelykaryotischer (künstlich-parthenogenetischer) Larven.

Obgleich mir parthenogenetische Seeigel-Larven nicht zur Verfügung stehen, dürften doch ein paar Worte über ihr Verhalten hinsichtlich unserer Frage hier am Platze sein. Das künstlich zu parthenogenetischer Entwickelung gebrachte reife Seeigel-Ei bildet in Bezug auf das Chromatin das Gegenstück zum monosperm befruchteten kernlosen Eifragment. Wie bei diesem nur der Spermakern, ist dort nur der Eikern vorhanden. Da die Zahl seiner Chromosomen der des Spermakerns gleich ist, läßt sich nach den oben mitgeteilten Erfahrungen mit Bestimmtheit voraussagen, daß der parthenogenetische oder, wie wir ihn nennen können: thelykaryotische Pluteus Kerne von der Größe des arrhenokaryotischen und ungefähr doppelt so viele Zellen besitzen muß wie der aus einem normalen befruchteten Ei entstandene. Allerdings wird dieser Satz nur dann zutreffen, wenn im Ei bei Beginn seiner parthenogenetischen Entwickelung die Chromosomen des Eikerns direkt in eine zweipolige karyokinetische Figur eingetreten sind. Ob dies für alle parthenogenetischen Plutei zutrifft, ist jedoch fraglich. E. B. Wilson (51) hat Fälle beschrieben, wo im Ei zunächst ein Monaster auftritt, während dessen Entfaltung die Chromosomen sich spalten, um dann alle wieder, also in verdoppelter Zahl, in einem Kern vereinigt zu werden. Dieser Vorgang kann sich nach Wilson sogar mehrmals wiederholen. Nachdem die befruchteten „Monaster-Eier", wie im vorigen Abschnitt dargelegt, schließlich eine dizentrische Figur zur Ausbildung bringen können und

damit fähig sind, Plutei, wenn auch nicht von völlig normaler Beschaffenheit, aus sich hervorgehen zu lassen, ist jedenfalls die Möglichkeit im Auge zu behalten, daß auch das parthenogenetische Monaster-Ei unter Umständen einen Pluteus liefern kann. Hat es während seines Monasterzustandes nur einen karyokinetischen Prozeß durchgemacht, so beginnt es dann seine Furchung mit der Chromatinmenge des befruchteten Eies; es ist „diplothelykaryotisch", und die Larve wird in Kerngröße und Zellenzahl mit der amphikaryotischen Normallarve übereinstimmen. Hat das parthenogenetische Ei vor Ausbildung der dizentrischen Figur zwei Monastercyklen durchgemacht, so besitzt es die Chromatinmenge der oben beschriebenen befruchteten Monaster-Eier und wird sich weiter wie diese verhalten.

Aus diesen Erwägungen folgt, daß bei den parthenogenetischen Larven eine große Variabilität in den Kernverhältnissen nicht überraschend wäre. Da es einstweilen, wenigstens an den europäischen Arten, sehr wenig aussichtsreich sein dürfte, isolierte Züchtung parthenogenetischer Plutei zu unternehmen, für welche die Zustände, die das Ei durchgemacht hat, registriert worden sind, werden somit die Kernverhältnisse parthenogenetischer Plutei nur mit großer Vorsicht für unsere Frage verwertbar sein.

Es sei hier der Wunsch geäußert, daß Forscher, welche sich mit künstlicher Parthenogenese der Echiniden beschäftigen oder bereits parthenogenetische Plutei besitzen, die Kernzustände solcher Objekte einer Prüfung unterwerfen mögen.

Bei den bisher besprochenen Fällen ungleichen Chromatinbestandes hatten wir es stets mit zwei verschiedenen Keimen zu tun. Es gibt aber auch Möglichkeiten, in den ersten Furchungszellen eines einzelnen Keimes verschiedene Chromosomenzahlen zu erzielen, so daß, falls derartige Keime zur Entwickelung fähig sind, Larvenbereiche mit verschiedener Kerngröße und Zellenzahl zu erwarten sind. So wenig auch schon nach unseren bisherigen Feststellungen an der festen Beziehung zwischen der Chromosomenzahl und der Größe und Zahl der Larvenkerne gezweifelt werden kann, so ist es doch klar, daß Fälle, in denen eine und dieselbe Larve in sich die gleiche Differenz aufweist, noch demonstrativer sind. Denn der bei der Vergleichung zweier Keime immerhin denkbare Einwand, daß die äußeren oder inneren Bedingungen nicht völlig gleich gewesen sein könnten, ist bei der Entwickelung eines einzelnen Eies ausgeschlossen.

d) Die Kernverhältnisse einer partiell-thelykaryotischen Larve.

Als ich im Jahre 1888 (5) Echinus-Eier, die 24 Stunden in nicht erneutem Seewasser gelegen waren, mit Sperma besamte, das so lange mit 0,05-proz. Kalilauge behandelt worden war, bis nur noch ein kleiner Teil der Spermien Bewegung zeigte, trat in vielen Eiern die Erscheinung ein, daß der Spermakern zunächst nicht an der Entwickelung teilnahm, das Spermozeutrum dagegen sich dem Eikern anlegte, worauf nach erfolgter Sphärenverdoppelung die Elemente des Eikerns allein in die erste Furchungsspindel eintraten. Nur diese mütterlichen Chromosomen wurden in typischer Weise halbiert und ihre Tochterelemente auf die beiden Blastomeren verteilt, der Spermakern gelangte ungeteilt in die eine Blastomere, um im einfachsten Fall nun mit deren Kern zu verschmelzen. Alle Zellen, die von dieser Blastomere abstammen, enthalten sonach väterliche und mütterliche, die Abkömmlinge der anderen nur mütterliche Chromosomen. Dieser Teil des Keimes verhält sich also hinsichtlich seiner Kerne wie ein parthenogenetischer, so daß die Frage über die Kernverhältnisse künstlich-parthenogenetischer Larven schon auf diesem Wege lösbar erscheint.

Ich habe diese Abnormität damals unter dem Titel: „Partielle Befruchtung“ beschrieben, um die Uebereinstimmung mit Vorgängen anzudeuten, die Weismann und Ishikawa kurz vorher unter dieser Bezeichnung für das Daphniden-Ei mitgeteilt hatten und die freilich dann durch die beiden Forscher selbst als etwas völlig anderes aufgeklärt wurden. Schon damals habe ich jedoch die Bezeichnung „partielle Befruchtung“ für ungeeignet erklärt. Denn unter Befruchtung hatte man stets und allgemein die von dem Spermaelement auf das Ei ausgeübte Anregung zur Entwickelung verstanden, welche in unserem Falle vermittelst des Spermozentrums ebenso total ausgeübt wird wie sonst [1]). Auch jetzt halte ich diesen Standpunkt nicht nur für den historisch richtigen, sondern auch für den allein zweckmäßigen, wie ich an einer anderen Stelle ausführlicher zu begründen gedenke. Nach unserer hier befolgten Terminologie erhält die Abnormität den Namen „partielle Thelykaryose“.

Wie ich schon in meiner ersten Mitteilung angegeben habe, gelang es mir später nicht oder nur ausnahmsweise, durch die

1) Vgl. auch Teichmann (48).

angegebene Behandlung die Abnormität wieder hervorzurufen, und es muß also bei dem ersten Versuch noch ein Faktor mitgewirkt haben, der mir nicht bekannt ist. Bei dieser Unkenntnis blieb zunächst nichts übrig, als wieder möglichst genau das gleiche Verfahren anzuwenden.

Einen Versuch dieser Art habe ich am 24. Januar 1902 an Strongylocentrotus angestellt. Dabei gelang es mir, unter einer großen Zahl von Eiern, die ich von der Besamung an in Deckglaspräparaten untersuchte, ein einziges Ei zu finden, welches das Gewünschte darbot, und zwar in jener einfachsten Art, daß bereits im Zweizellenstadium die Vereinigung des Spermakerns mit dem Eikernderivat dieser Zelle eintrat, also die Hälfte des Keimes amphikaryotisch, die andere thelykaryotisch war. Es gelang, das Objekt aus dem Deckglaspräparat in ein Zuchtgefäß zu übertragen; am nächsten Tage bewegte sich in dem Wasser eine sehr lebhafte, anscheinend ganz normale Blastula mit primärem Mesenchym herum, am 26. Januar war die Gastrulation erfolgt, doch sah die Larve schon nicht ganz normal aus. Am 27., wo sie immer noch lebhaft beweglich war, machte sie den Eindruck eines infolge mangelnden Skelettes rudimentären Pluteus und wurde, da nach dieser Beschaffenheit auf weitere Entwickelung nicht zu rechnen war, abgetötet. Nun aber zeigte sich (Fig. 22a), daß die Larve gar nicht wesentlich über das Gastrulastadium hinausgekommen und daß die scheinbare Scheitelauftreibung durch eine hochgradige bilaterale Asymmetrie vorgetäuscht war. Bei dem etwas krankhaften Aussehen der Larve ist kaum anzunehmen, daß sie sich noch wesentlich weiter entwickelt hätte. Ob dieser frühzeitige Stillstand durch die abnorme Kernverteilung bedingt war, muß fraglich bleiben, ist mir jedoch nicht wahrscheinlich. Ich habe aus dispermen Eiern Plutei entstehen sehen mit sicher ebenso hochgradig abnormer Chromatinverteilung wie bei unserer Larve. Auf der anderen Seite habe ich mich oft davon überzeugt, daß Keime, die sich unter einem Deckglas befanden, das Isolieren selten ohne Schädigung überstehen. Und so möchte ich auch für unser Objekt glauben, daß diese Schädigung es war, die den infolge seiner Abnormität schon wesentlich empfindlicheren Keim zu so frühem Stillstand brachte.

Wie dem aber auch sein mag, wichtig für unsere gegenwärtigen Betrachtungen ist uns nur der Zustand der Kerne. Wie vorauszusehen, besteht die Larve aus einem großkernigen und einem kleinkernigen Bereich, die sich aufs klarste voneinander

absetzen, so daß man für jede an der Grenze gelegene Zelle mit Sicherheit sagen kann, ob sie der einen oder der anderen Gruppe angehört (Fig. 22b—d). Da nach meinen früheren Feststellungen am Strongylocentrotus-Ei der Ort der Mesenchymbildung und Gastrulaeinstülpung an einen bestimmten Pol des Eies geknüpft ist und die erste Furche diesen Pol halbiert, war zu erwarten, daß sowohl das Ektoderm wie der Darm zur Hälfte großkernig, zur Hälfte kleinkernig ist, sowie daß die Grenze beider Bereiche einerseits durch das Akron (die Wimperschopfplatte), andererseits durch den Urmund geht. Der optische Durchschnitt (Fig. 22b) und die Ansicht der Urmundumgebung (Fig. 22c) zeigen, daß dies in der Tat der Fall ist. Das erstere Bild lehrt weiter, daß die schon im Leben als wenig ausgedehnt und dickwandig erkannte Larvenhälfte aus den kleinkernigen Zellen besteht. Vergleicht man den Durchschnitt mit dem Bild der Fig. 22a, so ergibt sich aus der Lage der beiden sehr ungleich entwickelten Skelett-Dreistrahler, daß die — infolge der Asymmetrie nicht genau konstruierbare — Medianebene annähernd mit der Grenze der beiden verschiedenkernigen Bereiche zusammenfällt[1]), ein Hinweis dafür, daß die erste Furchungsebene beim nicht deformierten Seeigel-Ei zur Medianebene wird, wie ich dies bereits aus anderen Versuchen abgeleitet habe (15).

Dem entspricht es nun auch, daß das primäre Mesenchym in der rechten Larvenhälfte kleinkernig, in der linken großkernig ist, und auch am sekundären Mesenchym läßt sich erkennen, daß es aus beiden Quellen stammt (Fig. 22b).

In der thelykaryotischen Hälfte wurden nur ruhende Kerne gefunden, in der amphikaryotischen eine einzige Teilungsfigur. Paarweise zusammenliegende Kerne von sehr geringer Größe machen es wahrscheinlich, daß in dieser Hälfte vor nicht langer Zeit noch mehrere Teilungen stattgefunden hatten.

Das Verhältnis der Kerngrößen (Fig. 22d) ist annähernd das gleiche wie zwischen einer arrhenokaryotischen und einer amphikaryotischen Larve. Dies spricht, in Uebereinstimmung mit meiner früheren Untersuchung der ersten Stadien, dafür, daß die Chromosomen des Spermakerns vor dessen Vereinigung mit dem Kern der einen Blastomere keine Verdoppelung erfahren haben, daß also das Verhältnis der Chromosomenzahl 2 : 1, nicht 3 : 1 ist.

Eine zahlenmäßige Vergleichung der Dichtigkeit der Ektoderm-

1) Der kleinkernige Bereich bildet die rechte Larvenhälfte.

kerne ist bei der verschieden starken Aufblähung der Körperwand nicht durchführbar; es sei deshalb nur erwähnt, daß die Kerne in dem kleinkernigen Bereich viel dichter liegen. In der Darmwand dagegen ist eine genauere Vergleichung möglich. Man zählt in dem optischen Schnitt der Fig. 22b auf der einen Seite 16, auf der anderen 28 Kerne; also ergibt sich hier wieder annähernd das Verhältnis 1 : 2.

e) Die Kernverhältnisse dispermer und im Besonderen partiell-arrhenokaryotischer Larven.

Ein sehr einfaches Mittel, um Keime zu erhalten, deren erste Blastomeren eine verschiedene Zahl von Chromosomen enthalten, ist die Doppelbefruchtung. In dispermen Eiern werden die vorhandenen Chromosomen in ganz zufälliger und sonach sehr variabler Weise zwischen die 4 Sphären eingeordnet, und es muß daher auch der Chromatinbestand der 4 Zellen, in die sich das Ei teilt, variabel sein. In der Tat zeigen, wie ich bereits mitgeteilt habe (15, 18), Larven aus dispermen Eiern nicht selten in ausgeprägtester Weise ein Mosaik groß- und kleinkerniger Bereiche, wie dies in Fig. 23 an einem Stück der Wimperschnur eines dispermen Pluteus zu sehen ist[1]). Solche Bereiche mit spezifischer Kerngröße lassen sich nach ihrer Proportion zum ganzen Keim und vor allem nach der Art, wie sie am Ektoderm und an der Darmwand partizipieren, mit einer an Gewißheit grenzenden Wahrscheinlichkeit auf eine der simultan entstandenen ersten Blastomeren zurückführen und fügen sich also aufs beste unseren bisherigen Erfahrungen an.

Wo es uns jedoch auf genau feststellbare Zahlenverhältnisse ankommt, sind derartige Fälle nicht brauchbar. Denn wir sind im Allgemeinen nicht in der Lage, es dem lebenden dispermen Keim anzusehen, in welcher Weise seine Chromosomen verteilt werden.

Es gibt nur einige Spezialfälle der Dispermie, wo dies möglich ist, darunter vor allem den, daß von den beiden Spermakernen nur der eine mit dem Eikern verschmilzt, der andere selbständig bleibt. In diesem Falle entstehen statt des einheitlichen Tetrasters zwei getrennte Amphiaster, und ob das eine oder das andere vorliegt, das läßt sich, auch ohne daß man alle Stadien

1) Auf derartige Objekte und ihre Bedeutung werde ich an anderer Stelle näher eingehen.

mit starker Vergrößerung verfolgt hat, zur Zeit der Aequatorialplatte, wenigstens bei paralleler Spindelstellung, mit voller Sicherheit daran erkennen, daß im Falle des Tetrasters die vier Pole genau äquidistant sind, wogegen im Falle der Doppelspindel die beiden nicht verbundenen Pole erheblich weiter voneinander abstehen als die verbundenen. Wie groß der Unterschied ist, lehren Figg. A und B, Kopien nach M. Boveri (2), wo diese Verhältnisse ausführlich dargelegt sind.

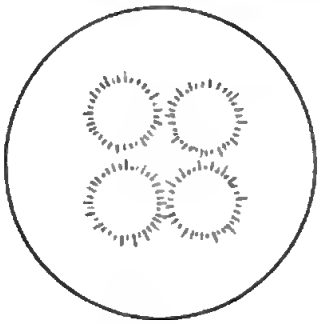


Fig. A.

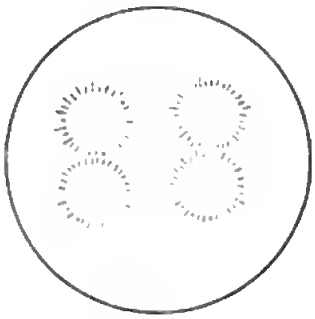


Fig. B.

In dem uns beschäftigenden Falle ist es klar, daß die eine Spindel doppelt so viele Chromosomen enthält wie die andere. Teilt sich ein solches Ei simultan in 4 Blastomeren, so entstehen zwei mit der normalen Chromosomenzahl, zwei mit der halben Normalzahl, und also im weiteren Verlauf genau die gleichen Verhältnisse, wie sie der im vorigen Abschnitt besprochene partiell-thelykaryotische Keim dargeboten hat, nur mit dem Unterschied, daß dort die hemikaryotische Hälfte ausschließlich mütterliche, hier ausschließlich väterliche Chromosomen enthält. Die in Rede stehende Art dispermer Entwickelung ist sonach als „partielle Arrhenokaryose“ zu bezeichnen.

Leider ist nun dieser Typus der Dispermie, der auch in anderer Hinsicht ein sehr großes theoretisches Interesse darbietet, mit dem Nachteil behaftet, daß sich ein derartiges Ei nur höchst selten in 4 Zellen durchschnürt.

Schon vor längerer Zeit (11) habe ich Erfahrungen mitgeteilt, wonach sich im Seeigel-Ei eine dauernde Protoplasmadurchschnürung nur zwischen solchen Polen vollzieht, welche Chromosomen zwischen sich haben. Dieser Satz hat sich zwar in dieser allgemeinen Fassung als unhaltbar erwiesen. H. E. Ziegler (54) hat zwischen den Sphären einer gänzlich kernlosen Blastomere

richtige Zerklüftungen beobachtet, E. B. Wilson (52) hat nachgewiesen, daß nach Unterdrückung von Furchen auch zwischen Polen, die nicht durch Chromatin verbunden sind, Zellteilung eintreten kann, und diese Beobachtungen sind kurz darauf durch Teichmann (49) bestätigt worden. Teichmann hat auch, was uns hier besonders interessiert, ein dispermes Ei mit Doppelspindel beschrieben, bei dem simultane Vierteilung eintrat, und ich selbst kann mitteilen, daß ich aus einem dispermen Ei, das sich viergeteilt hatte und das ich erst in diesem Stadium zu Gesicht bekam, eine Larve gezüchtet habe, deren Kernverhältnisse und morphologische Ausbildung kaum einen Zweifel darüber lassen, daß sie aus einem Ei mit einer normalen Furchungsspindel und einer selbständigen Spermaspindel hervorgegangen ist.

Allein aus allen Eiern mit Doppelspindel, die ich als solche isolierte, von denen ich also die Chromatinanordnung kannte, hat sich kein einziges simultan in 4 Zellen geteilt, so daß ich also einen völlig reinen Fall dieser Art nicht besitze. Die meisten zerfielen zunächst in 2 Zellen mit je einem größeren und einem kleineren Kern, entsprechend deren verschiedenem Chromatingehalt.

Welche Schicksale diese Zellen und ihre Kerne weiter erleiden, das habe ich an mehreren unter dem Deckglas gehaltenen Objekten verfolgt. Während sich bei der Mehrzahl die beiden Teilungsfiguren früher oder später zu einer vierpoligen Figur kombinierten, womit dann jede weitere Aussage über die Chromatinverteilung unmöglich wird, kamen doch einzelne vor, bei denen sich die 2 getrennten Spindeln von einer Zellgeneration zur nächsten, ohne ineinander zu greifen, forterbten, bis schließlich auch zwischen ihnen eine Protoplasmadurchschnürung eintrat, womit großkernige und kleinkernige Bereiche rein voneinander geschieden waren. Hier bestehen also dann, von der Herkunft und Verteilung abgesehen, die gleichen Kernverhältnisse, wie bei dem im vorigen Abschnitt beschriebenen partiell-hemikaryotischen Keim.

Leider ist es mir nicht gelungen, ein solches Objekt, an dem ich die erste Entwickelung unter dem Deckglas verfolgt hatte, weiter zu züchten. Nachdem es aber sicher ist, daß disperme Doppelspindel-Eier nach erfolgter Zweiteilung sich in der letztbeschriebenen Weise weiterentwickeln können, wird es nicht zu kühn sein, für ein nur bis zur Zweiteilung verfolgtes und dann isoliert gezüchtetes Ei dieser Art, das, auf dem Gastrulastadium

abgetötet, genau die zu erwartenden Kernverhältnisse darbot, eine gleiche Entwickelungsweise anzunehmen.

Ein Stück dieser Gastrula von der Umgebung des Urmundes ist in Fig. 24 abgebildet. Sie stammt aus einem dispermen Ei von Strongylocentrotus, das am 1. April 1902 im Stadium der Doppelspindel isoliert worden war und sich dann in 2 zweikernige Zellen durchgeschnürt hatte, die sich zunächst in gleicher Weise weiterteilten. Am 2. war daraus eine schöne, etwas verzogene Blastula entstanden, die zu gastrulieren begann, am 3. eine fertige, ahnorm aussehende Gastrula, die nun konserviert wurde. Die Kernverhältnisse sind aus der Figur so klar zu ersehen, daß eine weitere Erläuterung überflüssig ist. Die Uebereinstimmung mit der entsprechenden Ansicht der partiell-thelykaryotischen Larve (Fig. 22c) ist frappant.

Ein ähnliches, in seiner Bildungsweise wesentlich genauer bekanntes Objekt ist in Fig. 25 abgebildet. Es stammt aus einem dispermen Ei von Echinus, das am 22. März 1902 im Stadium der Doppelspindel isoliert worden war. Dieses Ei machte zuerst den Eindruck, als habe es sich viergeteilt; als aber die volle Zellenruhe eingetreten war, hatte sich die eine Trennungsebene wieder rückgebildet, und es waren, wie Fig. C lehrt, 3 Zellen entstanden, 2 von etwa $^1/_4$ Eigröße, von denen die eine einen größeren, die andere einen kleineren Kern erkennen ließ, und eine Zelle von halber Eigröße mit 2 Kernen, die genau jenen beiden in ihrer Größe entsprachen. Mit diesem Zustand sind für die eine Hälfte des Keimes die Kernverhältnisse definitiv festgelegt, wogegen sie für die andere noch unentschieden sind. Denn die zweikernige Zelle kann sich unter Entwickelung zweier getrennter Spindeln direkt vierteilen oder längere oder kürzere Zeit zweikernige Nachkommen aus sich hervorgehen lassen, die sich schließlich ohne Kombination der beiden Kerne vierteilen, womit auch für diese Hälfte des Keimes eine gleiche Anzahl von Zellen mit normaler und von solchen mit halber Chromosomenzahl hergestellt wäre. Oder aber, es kann sich hier früher oder später eine vierpolige Figur entwickeln, in der die Chromosomenverteilnng unberechenbar ist.

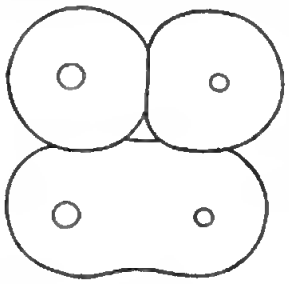


Fig. C.

Ich war nun auch bei diesem Keim nicht im Stande, das Schicksal der zweikernigen Zelle bis zu dem entscheidenden Punkt zu verfolgen. Doch ist daraus, daß sich in der primären Leibeshöhle eine Anzahl größerer und kleinerer pathologischer Zellen befinden, von denen einige in Fig. 25a gezeichnet sind, mit Sicherheit zu schließen, daß es wenigstens in einzelnen Abkömmlingen der zweikernigen Zelle zu abnormen karyokinetischen Vorgängen gekommen sein muß. Im Uebrigen hatte sich dieser Keim relativ gut entwickelt; er hatte am 24. März Abends das Stadium eines jungen Pluteus von ziemlich symmetrischer Form und mit wohlausgebildetem Skelett erreicht und hätte sich, aller Voraussicht nach, noch sehr gut weiterentwickelt. Da er jedoch eines meiner wertvollsten Objekte war, wollte ich es nach manchen schlimmen Erfahrungen nicht riskieren, ihn noch eine Nacht ohne Aufsicht weiter leben zu lassen, und tötete ihn deshalb am Abend des 24. März ab. Fig. 25a zeigt das Ektoderm in der Ansicht vom Scheitel; außerdem ist der dreigliederige Darm im optischen Längsschnitt eingezeichnet [1]). Man erkennt sofort den Gegensatz eines rechten kleinkernigen und eines linken großkernigen Bereiches, deren Grenze hinten in die Medianebene fällt, wogegen sie vorn nach rechts abbiegt, so daß also der großkernige Bezirk hier auf die rechte Seite übergreift. In welchem Verhältnis die beiden Bereiche am Aufbau des Ektoderms beteiligt sind, läßt sich nur annäherungsweise schätzen; der kleinkernige Teil nimmt jedenfalls mehr als ein Viertel ein, aber weniger als ein Drittel. Auch am Darm ist ein entsprechender Bezirk kleinkernig. Beide gehen am Urmund ineinander über. In dem großkernigen Bezirk scheinen nochmals zwei Bereiche von etwas verschiedener Korngröße vorhanden zu sein. Doch ist eine weitere Diskussion dieser Verhältnisse bedeutungslos, weil eine völlige Aufklärung nach dem Gesagten doch nicht möglich ist. Wir müssen uns damit begnügen, in der zu postulierenden Weise einen kleinkernigen und einen großkernigen Bereich gefunden zu haben, wie sie aus den beiden bei der ersten Teilung des Eies entstandenen einkernigen Blastomeren hervorgehen müssen. In Fig. 25b sind einige an der Grenze gelegene Kerne beider Bezirke bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Vergleicht man diese mit den Kernen, welche in Fig. 3—6 von amphikaryotischen und hemikaryotischen Echinus-

1) Auch diese Larve wird in der speziellen Arbeit über disperme Seeigel-Eier eingehender beschrieben werden.

larven gezeichnet sind, so begegnet uns nicht nur genau das gleiche Größenverhältnis, sondern auch die gleiche absolute Kerngröße. Auch dies ist ja zu erwarten, da die großen Kerne unseres Pluteus von einem normalen ersten Furchungskern, die kleinen von einem Spermakern abstammen.

Bei der fast symmetrischen Bildung unserer Larve läßt sich außer der Größe der Kerne auch die Dichtigkeit ihrer Lagerung vergleichen. Es wurden auf 4 qcm identischer Bereiche im großkernigen Teil 32, im kleinkernigen 59 Kerne gezählt, also besteht auch hier wieder ungefähr das Verhältnis 1 : 2.

Endlich sei hier noch ein drittes Objekt dieser Art angeführt, für welches, bei wieder etwas anderem Furchungsverlauf, gleichfalls für einen Teil der Furchungszellen der Kernbestand genau

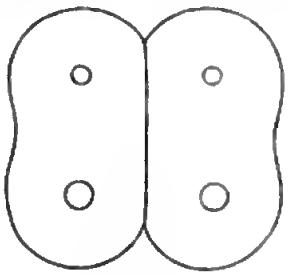


Fig. D.

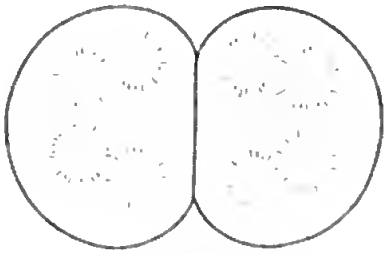


Fig. E.

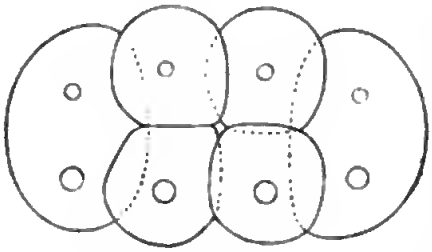


Fig. F.

feststellbar war. Das disperme Ei, von Echinus stammend (Versuch vom 19. März 1902), im Zustande der Doppelspindel isoliert, hatte sich zunächst in 2 Zellen durchgeschnürt, in deren jeder der für unsere Konstellation charakteristische große und kleine Kern zu beobachten war (Fig. D). In jeder Blastomere entstanden dann wieder 2 getrennte Spindeln, aber nun mit dem Effekt, daß beide Zellen in je 3 Tochterzellen zerfielen, wie Figg. E und F es illustrieren. An den beiden Enden des langgestreckten Komplexes liegen 2, relativ kleine doppelwertige Zellen, zwischen diese sind 4 einkernige, 2 großkernige und 2 kleinkernige, eingeschaltet. Auch in diesem Falle konnte das Schicksal der zweikernigen Zellen nicht bis zu dem entscheidenden Punkt verfolgt werden, und so

ist der Chromosomenbestand ihrer Abkömmlinge unsicher; für die mittleren 4 Zellen und damit für die größere Hälfte des Keimes dagegen sind uns die Kernverhältnisse bekannt. Aus diesem Ei entwickelte sich eine ziemlich wohlgestaltete Gastrula, in deren primärer Leibeshöhle jedoch reichlich pathologische Elemente vorhanden waren. Da hiernach die Aussicht auf Weiterentwickelung sehr gering war, wurde sie in diesem Stadium konserviert. Ganz ähnlich wie bei unserem vorigen Objekt sind die Wände der Larve zum Teil kleinkernig, zum Teil großkernig, in der bekannten Kernproportion, enthalten aber daneben noch unklare Partien mit wechselnder Kerngröße. Die Larve ist leider bei dem Versuch, sie in bereits dickflüssigem Balsam zu drehen, geplatzt, so daß die relative Größe der einzelnen ektodermalen Bereiche nicht genauer festgestellt werden konnte. Der Darm dagegen zeigte sich ganz klar zur Hälfte kleinkernig, zur Hälfte großkernig, was mit der zentralen Stellung und der zu der Eiachse symmetrischen Orientierung der 4 einkernigen Blastomeren (Fig. F) aufs beste harmoniert. Auch das Mesenchym bestand auf der einen Seite aus kleinkernigen, auf der anderen aus großkernigen Elementen, wie dies nach der Gruppierung des Sechszellenstadiums gleichfalls zu erwarten war.

Auf die große Bedeutung, die den besprochenen und anderen dispermen Keimen für das Problem der Wertigkeit der einzelnen Chromosomen zukommt, habe ich schon früher (15, 18) kurz hingewiesen und werde darauf in der speziellen Arbeit über Doppelbefruchtung zurückkommen.

Zum Schluß ist hier noch zu erwähnen, daß ich aus einem Echinus-Ei mit Doppelspindel (Versuch vom 22. März 1902), das bei der ersten Teilung in 2 einkernige und eine zweikernige Zelle zerfallen war (vgl. Fig. C), eine pathologische Gastrula erhielt, welche zwar Bereiche von etwas verschiedener Kerngröße, aber den zu postulierenden Gegensatz eines klein- und großkernigen Bereiches in den uns bekannten Proportionen nicht darbot. Es war dies überhaupt bei allen meinen Versuchen in dieser Frage das einzige Objekt, das sich anders verhielt, als ich erwartet hatte. Eine sehr einfache Möglichkeit zur Erklärung einer solchen Ausnahme von unserem Gesetz wird im allgemeinen Teil besprochen werden.

IV. Allgemeiner Teil.

f) Kerngröße und Chromosomenzahl. Die Angaben von Y. Delage.

Im Vorstehenden konnte gezeigt werden, daß die Kerne der Seeigellarven, soweit wir die Entwickelung zu verfolgen im Stande sind, in ihrer Größe der Chromosomenzahl ihrer Ahnzellen proportional sind. Nachdem für Ascaris megalocephala mit voller Sicherheit der Nachweis geführt worden ist[1]), daß sich abnorme Chromosomenzahl des Eies während der Entwickelung unverändert erhält, ist von vornherein kaum eine andere Annahme möglich, als daß die dauernde Vergrößerung oder Verkleinerung der Larvenkerne bei den Seeigeln darauf beruht, daß sich auch hier die erhöhte oder verminderte Zahl der Chromosomen von einer Zellgeneration zur nächsten ohne Aenderung forterbt. Daß dies für die ersten Furchungsstadien zutrifft, ist überdies an merogonischen Objekten durch Morgan (34), für andere künstlich abgeänderte Chromosomenzahlen durch N. M. Stevens (45) nachgewiesen worden; und ich selbst habe, worüber ich an anderer Stelle berichten werde, für die erste Entwickelung dispermer Keime ein Gleiches feststellen können. Es müßte also eine Regulation der Chromosomenzahl zur Normalzahl, wenn sie vorkäme, auf spätere Stadien verlegt sein. Zu welchen Konsequenzen diese Annahme führen würde, ist leicht zu sehen. Stellen wir uns vor, daß die auf 72 erhöhte Chromosomenzahl des diplokaryotischen Keimes, ebenso wie die auf 18 erniedrigte eines hemikaryotischen, nach einiger Zeit zur Normalzahl 36 zurückkehre, so müßte damit im ersten Fall ein Wachstum der Chromosomen auf das Doppelte, im zweiten eine Verkleinerung auf die Hälfte der Normalgröße verbunden sein, wir müßten also z. B. in den Kernen der Fig. 19h viermal so große Chromosomen antreffen wie in denen der Figg. 15 und 16. Denn wir haben gefunden, daß die Gesamtchromatinmenge eines jeden Larvenkernes dauernd der ursprünglichen Chromosomenzahl proportional ist. Anstatt der einfachen Erklärung dieser Tatsache aus einem durch alle sonstigen Erfahrungen fast zur Gewißheit erhobenen Forthestehen des einmal hergestellten abnormen Zustandes, müßten wir also eine Kom-

1) Vergl. Boveri (6, 8, 12), Herla (30), Zoja (55), zur Strassen (47).

bination zweier nirgends beobachteter Vorgänge annehmen: einer Aenderung der Chromosomenzahl zwischen zwei Kernteilungen und einer korrespondierenden entgegengesetzt gerichteten Aenderung der Chromosomengröße.

Und doch soll dieses doppelt Unwahrscheinliche bei den Echiniden verwirklicht sein. Delage (19, 20) hat aus seinen Versuchen über „Merogonie“ und künstliche Parthenogenese das Resultat abgeleitet, daß die bei den genannten Versuchen um die Hälfte zu kleine Chromosomenzahl des Eies in den Larven zur Normalzahl zurückgekehrt gefunden werde. Und er begnügt sich nicht mit dieser Konstatierung, zu deren Erklärung noch verschiedene Möglichkeiten bestünden, sondern stellt den, selbst im Fall der Richtigkeit seiner Beobachtungen unbegründeten Satz auf, daß die Chromosomenzahl eine Specieseigenschaft sei, welche bei jeder künstlichen Veränderung sich immer wieder restituiere.

Wenden wir uns zu den dieser Behauptung zu Grunde liegenden Tatsachen, so habe ich schon früher (15) darauf aufmerksam gemacht, daß Delage bei seiner Aussage über die Chromatinverhältnisse künstlich-parthenogenetischer Strongylocentrotuslarven einer Täuschung anheimgefallen ist, indem er irrtümlicherweise die normale Chromosomenzahl des befruchteten Eies auf 18 anstatt 36 annahm. So bleiben uns also nur noch seine Merogonieversuche zu betrachten übrig. Delage hat mitgeteilt, daß er ein bestimmtes Ei unter dem Mikroskop zerschnitten, das kernhaltige und kernlose Stück befruchtet und beide isoliert zu Larven aufgezogen habe. In diesen Objekten — wie viele solche Paare er besaß und wie weit sie sich entwickelt haben, ist nicht gesagt — hat Delage die Chromosomen gezählt und identische Zahlen gefunden.

Was nun meine eigenen Erfahrungen in diesem Punkte betrifft, so ist es mir an meinen Präparaten des Blastulastadiums und späterer Stadien nur ausnahmsweise möglich gewesen, die Chromosomen auch nur mit annähernder Genauigkeit zu zählen. Sowohl an den mit Sublimat-Essigsäure wie den mit Pikrin-Essigsäure abgetöteten Objekten finde ich die Chromosomen in der Regel so dicht zusammengedrängt, daß höchstens für einige davon Anfang und Ende sicher anzugeben ist. Eine wirklich exakte Zählung vermochte ich nur an der einzigen Teilungsfigur auszuführen, die in Fig. 11 wiedergegeben ist. Sie gehört einer Ektodermzelle einer kleinkernigen, also hemikaryotischen Fragmentgastrula von Strongylocentrotus an (Versuch vom 5. Dezember

1901). Die Chromosomenzahl ließ sich hier auf 17 bestimmen, d. i. die Zahl, die bei dieser Species dem einzelnen Hemikaryon des Eies zukommt (16—18). Eine Regulation zur Normalzahl hat hier also nicht stattgefunden. So vereinzelt nun dieser Fall auch ist, so genügt er doch im Verein mit den anderen Wahrnehmungen, um den Beweis zu erbringen, daß wir es in dieser mangelnden Regulierung nicht mit einem Ausnahmsfall zu tun haben, sondern daß sie das typische Verhalten aller derjenigen Objekte repräsentiert, die ihre Entwickelung mit einer abnormen Chromosomenzahl begonnen haben. Zunächst ist zu erwähnen, daß ich in einer Anzahl von Teilungsfiguren arrhenokaryotischer Keime die Chromosomenzahl wenigstens in so genauer Annäherung habe feststellen können, um behaupten zu dürfen, daß diese Zahl ungefähr die des einzelnen Vorkernes und nicht die Normalzahl ist. Steht aber dies fest, so können wir von hier aus auch auf andere Fälle Schlüsse ziehen.

In Fig. 7, 8 und 9 (Taf. I) sind bei gleicher Vergrößerung Teilungsfiguren aus einer Monastergastrula, aus einer normalen Gastrula und aus einer kleinkernigen, also hemikaryotischen Fragmentgastrula, sämtlich von Strongylocentrotus, abgebildet, also von 3 Objekten, für die die Chromosomenzahlen der Ausgangszellen im Verhältnis von 4 : 2 : 1 stehen. Obgleich nun von einer Zählung der Chromosomen in diesen Teilungsfiguren nicht die Rede sein kann, läßt sich das relative Zahlenverhältnis doch mit ziemlich großer Annäherung bestimmen. Man kann, besonders klar bei Vergleichung der Aequatorialplatten, die charakteristischerweise in den 3 Larven ungefähr gleich dick sind, feststellen, daß die Chromatinmenge der Fig. 8 etwa doppelt so groß, die der Fig. 7 mindestens viermal so groß ist als die der Fig. 9 [1]). Man kann zweitens an einzelnen der mehr isoliert liegenden Chromosomen Länge und Dicke bestimmen und bemerkt, daß diese Maße für alle 3 Larven ungefähr übereinstimmen. Daraus folgt aber mit aller Sicherheit, daß die Mitosen der amphikaryotischen Larve etwa doppelt, die der diplokaryotischen etwa viermal so viele Chromosomen enthalten müssen als die der hemikaryotischen Larve. Bilder, wie Fig. 10a und b, erstere von einer amphikaryotischen, letztere von einer hemi-

1) Berücksichtigt man, daß die Chromosomen durch Zwischenräume voneinander getrennt sind, so sieht man leicht ein, daß eine Aequatorialplatte mit 4 x Chromosomen etwas mehr als viermal so groß sein muß als die mit x Chromosomen.

karyotischen Fragmentgastrula, machen dies besonders augenfällig. Aus diesen Feststellungen dürfen wir aber nach allen sonstigen Erfahrungen mit Bestimmtheit schließen, daß sich in den Teilungsfiguren der Larven noch genau die nämlichen Chromosomenzahlen finden wie in den Ausgangszellen.

Fragt man nun, was dann DELAGE als Grundlage für seine Behauptung vor sich gehabt haben kann, so wird dies wohl für immer unaufgeklärt bleiben. Vor allem ist nicht zu verstehen, wie einem so geübten Beobachter, nachdem er doch den Kernen seine spezielle Aufmerksamkeit gewidmet hat, der höchst auffallende Unterschied in der Korngröße zwischen amphikaryotischen und hemikaryotischen Larven hat entgehen können. War derselbe an seinen Larven nicht vorhanden? Dann kann er gar keine typischen „merogonischen" Objekte vor sich gehabt haben. Ich habe schon früher (13) auf eine bestimmte Abnormität aufmerksam gemacht, durch welche eine hemikaryotische Larve die Chromosomenzahl einer amphikaryotischen erreichen kann. Eine zweite, für den Fall von DELAGE jedenfalls näher liegende Möglichkeit habe ich seither kennen gelernt; sie liegt in der „Monaster"-Bildung, wie sie als Folge des Schüttelns kurz nach der Befruchtung im speziellen Teil (Abschnitt h) eingehend beschrieben worden ist. Wie dort dargelegt, führt der Monaster zu einer Verdoppelung der in der Zelle ursprünglich vorhandenen Chromosomenzahl, und er würde also, wenn er in einem hemikaryotischen Eifragment aufträte, hier die Chromosomenzahl eines amphikaryotischen Keimes bewirken.

Daß Monasterbildung nicht nur als Folge des Schüttelns auftreten kann, geht aus gewissen von TEICHMANN (49) beschriebenen Fällen hervor, und ich selbst habe Aehnliches beobachtet. Wie leicht diese Abnormität zu falschen Schlüssen führen kann, mag noch an einem bestimmten Beispiel näher erläutert werden, das in Fig. G (p. 36) abgebildet ist. Dieser aus 5 Zellen bestehende Keim stammt aus einem dispermen Ei von Strongylocentrotus, das einen Triaster zur Ausbildung gebracht und sich simultan in 3 Zellen geteilt hatte [1]). Während nun 2 davon sich in der für diese Objekte typischen Weise abermals geteilt hatten, hat die dritte einen Monaster gebildet, der, wie alle Monaster von sehr langem Bestand, noch auf einem Stadium nachweisbar ist, wo die 4 anderen Zellen schon wieder zur Teilung bereit sind. In diesem Moment

1) Näheres über diese Abart dispermer Furchung siehe in 15.

wurde der Keim fixiert. Die Monasterzelle zeigt die Chromosomen in der für diese Figuren typischen Weise in Form einer Kugelfläche angeordnet, und über das Schicksal, das sie weiterhin erfahren hätte, kann nach dem, was wir von den Eiern mit Monaster wissen, kein Zweifel bestehen. Die Chromosomen hätten sich gespalten und alle Tochterchromosomen wären wieder in einem einzigen Kern vereinigt worden. Hätte dann die Zelle in der nächsten karyokinetischen Periode einen Amphiaster entwickelt, wie es die Regel ist, so würde sie von da an in der gleichen Weise, wie die anderen, an der Embryonalentwickelung teilnehmen, aber mit dem Doppelten ihrer ursprünglichen Kernmenge. Und wenn man auf einem späteren Stadium die Chromosomen zählen würde, ohne jenes Intermezzo beobachtet zu haben, würde man zu Resultaten kommen, die unserem Zahlengesetz zu widersprechen scheinen.

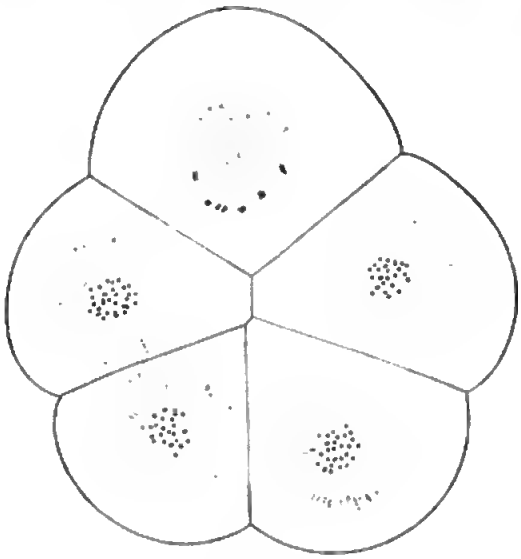


Fig. G.

Wenn man nun bedenkt, welchen ungünstigen Bedingungen ein nach dem Verfahren von Delage auf dem Objektträger durch Zerschneiden gewonnenes und in einem hängenden Tropfen gezüchtetes Fragment unterliegt, im Vergleich zu den aus einer großen Menge von Schüttelfragmenten ausgesuchten, in einer Fülle von Wasser lebenden Stücken, so ließe sich wohl verstehen, daß gerade bei der Versuchsanordnung von Delage eine derartige Abnormität vorgekommen sein könnte und zu einer Täuschung geführt hätte.

Ganz allgemein aber lehren Fälle wie der oben beschriebene, daß vereinzelte scheinbare Ausnahmen von den zu postulierenden Chromatinmengenverhältnissen das von uns nachgewiesene Gesetz nicht umstoßen können. Denken wir uns z. B., daß in dem partiell-thelykaryotischen Keim der Fig. 22 auf dem Zweizellenstudium in jener Blastomere, die nur das Eikernderivat enthält, ein Monaster aufgetreten wäre, während die andere sich regulär weitergeteilt

hätte, so wäre damit in unserer ersten Blastomere die Normalzahl von Chromosomen hergestellt worden, und die Larve würde aller Voraussicht nach in allen Teilen gleich große Kerne aufweisen.

In solcher Weise läßt sich auch die auf p. 31 erwähnte disperme Larve erklären, die ich als einzige Ausnahme von unserem Gesetz beobachtet habe.

g) Der Satz vom proportionalen Kernwachstum. Junges und ausgewachsenes Chromatin. Zur Theorie der Chromosomen-Individualität.

Stehen unsere Befunde schon insofern zur Theorie der Chromosomen-Individualität in Beziehung, als sie die an anderen Objekten gewonnenen Erfahrungen bestätigen, daß sich abnorme Chromosomenzahlen durch den ruhenden Kern hindurch unverändert erhalten, so sind sie nun für diese Lehre noch in anderer Beziehung von großer Wichtigkeit. Obgleich ich mich hierüber schon in meinem Aufsatz über die Konstitution der chromatischen Kernsubstanz (18) eingehend geäußert habe, wird es doch nicht überflüssig sein, an der Hand des im speziellen Teil dargelegten Beobachtungsmaterials nochmals auf diese Beziehungen zurückzukommen.

Die Tatsache, daß die gleiche abnorme Chromosomenzahl von einer Zellgeneration zur nächsten immer wieder auftritt, läßt zunächst zwei Erklärungen zu: einmal diejenige, welche in der Individualitätstheorie ausgesprochen ist, dann aber noch die zweite, daß bei Schaffung einer abnormen Chromosomenzahl in einer Zelle nicht diese Zahl, sondern die in ihr gegebene Menge von Chromatin für die Zukunft das Entscheidende ist, derart, daß diese in bestimmtem Verhältnis vermehrte oder verminderte Menge der Grund ist, daß bei der Vorbereitung des Kernes zur Teilung eine entsprechend größere oder geringere Zahl von Segmenten gebildet wird und damit die gleiche abnorme Zahl wieder auftritt, die in den Kern eingegangen war.

Schon die Tatsache freilich, daß die Chromosomen eines Echinidenkerns von ungleicher Größe sind (vgl. 18, p. 57), macht diese Annahme unwahrscheinlich. Was ihr aber vollends den Boden entzieht und zugleich in entscheidender Weise für die Individualitätstheorie spricht, das sind die Tatsachen der Chromatinvermehrung, welche uns durch die oben mitgeteiten Versuche bekannt geworden sind.

Wir wissen, daß das Chromatin in der Periode zwischen zwei Teilungen wächst. Da im Allgemeinen der Kern der Tochterzelle schließlich wieder so groß ist wie der der Mutterzelle, können wir als das typische Verhalten das angeben, daß jenes Wachstum die Chromatinmenge verdoppelt [1]).

Fragen wir zunächst, von welchen Faktoren diese zwischen je zwei Teilungen eintretende Vermehrung des Chromatins abhängt, so bestehen hier von vornherein die beiden Möglichkeiten, daß entweder das der Zelle bei ihrer Entstehung zugefalleue Chromatin die Menge des neu zu bildenden bestimmt, oder daß die Zunahme von etwas außerhalb des Chromatins Gelegenem normiert wird [2]). Betrachten wir von dieser Frage aus die im speziellen Teil angeführten Tatsachen, so folgt aus ihnen, daß in unseren Fällen die Chromatinzunahme einer Zelle unter ganz gleichen protoplasmatischen Bedingungen ausschließlich von der Menge des ihr bei ihrer Entstehung zugeteilten Chromatius abhängt. Denn, wie uns die Vergleichung der amphikaryotischen Keime mit den hemi- und diplokaryotischen lehrt, vermehrt sich das Chromatin nicht auf eine bestimmte, für die Zellenart typische Menge, sondern stets, mag die Zelle viel oder wenig erhalten haben, auf etwa das Doppelte der Anfangsmenge, also proportional zu sich selbst. Aus diesem „Satz des proportionalen Kernwachstums“ geht nicht nur hervor, daß die Chromatinvermehruug eine Funktion des Chromatins selbst ist, soudern es nötigt uns überdies die dariu ausgesprochene Tatsache zur Annahme eines in dieser Substanz ablaufenden cyklischen Wechsels, der sich am besten durch die Gegenüberstellung von jungem und ausgewachsenem Chromatin ausdrücken läßt. Das Chromatin, wie es in Gestalt der neuentstandenen Tochterchromosomen einer Zelle zufallt, ist junges Chromatin, es wächst nun bis etwa zum doppelten Volumen heran; jetzt ist es ausgewachsen, d. h. zu weiterem Wachstum unfähig, aber reif zur Fortpflanzung, in Gestalt der sich teilenden Mutterchromosomen. Ohne dieses Heranwachsen gibt es keine Teilungsfähigkeit, ohne Teilung kein neues Wachstum. Auch wenn eine Zelle, wie es in der diplokaryotischen Larve der Fall ist, so viele Tochterchromosomen in sich aufgenommen hat, daß

1) Ob dieser Satz für den jungen Echinidenkeim streng gilt, ist nicht sicher zu entscheiden, im Uebrigen aber für unsere Betrachtungen gleichgültig.

2) Gewisse von R. Hertwig (32, p. 116/117) geäußerte Vorstellungen rechnen, wie mir scheint, mit dieser zweiten Alternative.

sie, der Menge nach, bei ihrer Entstehung schon so viel Chromatin besitzt wie eine normale Zelle, wenn sie sich wieder teilen will, unterbleibt doch nicht etwa das Wachstum. Das Heranwachsen ist eine in der Konstitution begründete Eigenschaft, die das Chromatin so wenig abzulegen vermag, wie etwa ein menschliches Kind. Und so bleibt die Chromatinmenge einer solchen Zelle in allen Stadien ihres Bestehens in gleichem Maße abnorm groß. Umgekehrt, wenn eine Zelle weniger zugeteilt erhält als normalerweise, so vermag das Chromatin nun nicht seine Wachstumsfähigkeit zu steigern, um damit die typische Menge zu erreichen, sondern auch hier findet nur ein Wachstum bis zu jener ganz bestimmten Grenze statt; dann ist der ausgewachsene Zustand erreicht. Die Chromatinmenge einer solchen Zelle bleibt dauernd abnorm klein.

Man könnte zur Erklärung dieser letzten Erscheinung auf den Gedanken verfallen, daß das Chromatin deshalb nicht zur typischen Menge heranwachse, weil ein außer ihm gelegener Trieb der Zelle, sich von neuem zu teilen, ihm hierzu nicht Zeit lasse. Allein wir brauchen uns nur die im speziellen Teil angeführten Tatsachen zu vergegenwärtigen, um diese Deutung sofort fallen zu lassen. Denn wir haben erfahren, daß gerade die Chromatinmenge es ist, welche die Zahl der Teilungen beherrscht. Die hemikaryotische Larve unserer Fig. 2 hätte, nachdem die typische Zellenzahl erreicht war, überreichlich Zeit gehabt, ihre Kerne zur Normalgröße heranwachsen zu lassen. Statt dessen haben ihre Zellen eine neue Teilung durchgemacht, die in der normalen Entwickelung gar nicht vorkommt.

Mit diesem Teilungsschritt, den die hemikaryotische Larve über die Norm hinaus tut, während ganz entsprechend die diplokaryotische um einen Teilungsschritt hinter der normalen Larve zurückbleibt, gelangen wir zu dem zweiten Hauptpunkt unserer Betrachtung: ohne Chromosomenteilung kein neues Chromatinwachstum. Wenn wir die Chromatinvermehrung vom Ei bis zum fertigen Organismus an das Alternieren von Wachstum und Teilung der chromatischen Substanz geknüpft sehen, so sind wir gewohnt, diese Teilung nur von dem Gesichtspunkte aus zu betrachten, daß die Embryonalentwickelung in ihrer allgemeinsten Grundlage eine Zellenvermehrung ist, und daß jede dieser durch successive Zweiteilung entstehenden Zellen eine Portion des Chromatins erhalten muß. Unsere abnormen Fälle belehren uns aber, daß die Teilung der Chromosomen nicht allein aus

diesem Grunde existiert, sondern daß sie schon deshalb unerläßlich ist, weil es ohne sie keine weitere Vermehrung des einmal ausgewachsenen Chromatins gibt. Hat ein Keim, der bereits die typische Zahl von Teilungen durchgemacht hat, in seinen Zellen zu wenig Chromatin, so kann dieser Defekt nicht anders beglichen werden als durch eine Teilung der Chromosomen und — da diese Teilung infolge einer sehr festen Verknüpfung der Geschehnisse mit einer Kern- und Zellteilung Hand in Hand geht — durch eine entsprechende über die typische Zahl der Species hinausgehende Vermehrung der Zellen [1]).

Suchen wir uns jetzt klar zu machen, zu welcher Auffassung der Kernkonstitution diese Feststellungen nötigen, so wird ein Vergleich sehr dienlich sein, das Wesentliche scharf hervortreten zu lassen. Denken wir uns 1 cmm lebender Paramäciensubstanz, so kann sich diese Menge, vorausgesetzt, daß sie aus lauter frisch aus der Teilung hervorgegangenen Individuen besteht, durch einfaches Wachstum auf das Doppelte vermehren, also auf 2 cmm. Darüber hinaus aber kann eine Vermehrung durch bloßes Wachstum nicht stattfinden. Sollen aus unseren 2 cmm Paramäciensubstanz nun 4 werden, so ist dies nur dadurch möglich, daß sich die einzelnen Tiere teilen. Erst die hierdurch geschaffenen jungen Tiere sind wieder zum Wachstum auf das Doppelte fähig und erreichen damit jene Menge.

Das Chromatin verhält sich in seinen Vermehrungsgesetzen genau so, wie unsere „Paramäciensubstanz"; und man braucht sich nur zu vergegenwärtigen, daß die soeben kurz formulierte Vermehrungsweise dieser lebenden Substanz ihren Grund in der Zusammensetzung aus gleichartigen teilungsfähigen Individuen mit einer festen, autonom bestimmten Maximalgröße besitzt, um einzusehen, daß die gleichen Vermehrungsgesetze der chromatischen Kernsubstanz gar nicht anders als durch die Annahme erklärbar sind, daß auch sie aus ganz entsprechenden Individuen aufgebaut ist. Ich halte diese Betrachtungsweise und ihr Resultat für eines der stärksten Argumente dafür, daß wir uns die in der

1) Es ist ohne weiteres klar, daß die hemikaryotische Larve dem normalen Zustand noch näher käme, wenn die Chromosomen ihrer Kerne sich ohne Kern- und Zellteilung verdoppeln könnten. Allein die karyokinetischen Vorgänge vermögen sich, wie auch andere Erfahrungen, so z. B. diejenigen M. Heidenhains (29) an den Riesenzellen des Knochenmarkes lehren, nicht voneinander zu emanzipieren.

Mitose unterscheidbaren Chromatinstücke im scheinbar einheitlichen Gerüst des ruhenden Kernes selbständig bleibend zu denken haben.

h) Die Proportion zwischen Chromosomenzahl und Kernoberfläche.

Nachdem allgemein festgestellt ist, daß ein Kern um so größer ist, je mehr Chromosomen er enthält, erhebt sich die Frage, in welchem Maße die Kerngröße mit der Chromosomenzahl zunimmt. Da unsere Versuche nebeneinander Fälle mit x, mit 2 x und 4 x Chromosomen enthalten, verfügen wir hinsichtlich der Zahlenverhältnisse über ein völlig sicheres Vergleichsmaterial. Was jedoch die Berechnung nur in grober Annäherung ausführen läßt, ist einmal die geringe Größe der Kerne, so daß bei der Zeichnung schon die Dicke der Bleistiftlinie beträchtliche Unterschiede bedingt, und zweitens der Umstand, daß die Kerne sehr häufig nicht Kugeln, sondern verlängerte oder abgeplattete Ellipsoide sind und es im Allgemeinen unmöglich ist, mehr als zwei zueinander senkrechte Durchmesser zu ermitteln. Auch ist es ganz sicher, daß selbst die Größe benachbarter Kerne in der gleichen Larve bei ganz gleicher Chromosomenzahl nicht unerheblichen Schwankungen unterliegt.

Eine Forderung, auf welche besonders im Pluteusstadium zu achten ist, ist die, daß nur Kerne gleicher oder symmetrischer Larvenbezirke miteinander verglichen werden. Sehr häufig erscheinen die Kerne innerhalb der Wimperschnur, besonders diejenigen in der Umgebung des Mundes bei Oberflächenansicht bedeutend größer als die Kerne der Scheitelwand.

Die Vergleichung habe ich überall in der Weise vorgenommen, daß eine Anzahl benachbarter Kerne aus entsprechenden Bereichen der einzelnen Larven so genau wie möglich bei gleicher Vergrößerung mit dem Zeichenapparat skizziert wurden; an diesen Zeichnungen wurden die Messungen ausgeführt. Bei verschiedener Kerngröße wurden immer die kleinen Kerne mit den kleinen, die großen mit den großen verglichen. Das Oberflächenverhältnis — wir werden gleich sehen, daß es uns auf dieses ankommt — wurde in der Weise berechnet, daß die Kerndurchmesser mit dem Maßstab gemessen, bei kreisförmigem Kontur die gefundene Zahl ins Quadrat erhoben, bei ovalem die des längsten und kürzesten Durchmessers miteinander multipliziert wurden. Die Fehler dieser Berechnung sind klar. Da sie aber für alle Objekte wesentlich die gleichen sind, können sie das Resultat nicht erheblich beeinträchtigen.

Für die Vergleichung wurden folgende Objekte benutzt:

1) Aus dem Versuch vom 31. März 1902 die in Figg. 1 und 2 abgebildeten Fragmentplutei von Echinus, von denen der erstere amphikaryotisch, der letztere hemikaryotisch ist (vgl. p. 8). Es wurden Kerne der Scheitelwand sowohl von der Fläche, wie im optischen Schnitt (Figg. 1c und 2c) gezeichnet. Das Oberflächenverhältnis zwischen den kleinsten Kernen hier und dort ergab sich als etwa 12 : 22, das der größten 13 : 24.

2) Aus dem Versuch vom 25. März 1902 die beiden amphikaryotischen Fragmentgastrulae und die zugehörige hemikaryotische Gastrula von Echinus (vgl. p. 10). In Figg. 3 und 4 sind Kerne aus dem Ektoderm der beiden ersteren, in Fig. 5 solche der hemikaryotischen Larve gezeichnet. Das Oberflächenverhältnis ist ungefähr zwischen den kleinen Kernen 12 : 22, zwischen den großen 16 : 30.

3) Aus dem Versuch vom 22. März 1902 in dem partiell-arrhenokaryotischen Pluteus (dispermen Doppelspindelpluteus) von Echinus (vgl. p. 28 und Fig. 25a) angrenzende symmetrisch gelegene Bereiche der Scheitelwand (Fig. 25b). Die Kerne sind hier in ihren Konturen auffallend gleichmäßig. Die Oberflächen verhalten sich im Mittel wie 14 : 27.

4) Aus dem Versuch vom 24. Januar 1902 in der partiell-thelykaryotischen Gastrula von Strongylocentrotus (vgl. p. 23 und Fig. 22a—d) angrenzende Bereiche des Ektoderms (Fig. 22d). Das berechnete Oberflächenverhältnis ist für die kleinsten Kerne ungefähr 14 : 30, für die größten 18 : 42.

Daß die größten Kerne des großkernigen Bereiches eine so hohe Zahl ergeben, beruht offenbar darauf, daß sie, wie der optische Durchschnitt (Fig. 22b) lehrt, stark abgeplattet sind, wogegen die kleinen Kerne Kugeln darstellen.

5) Aus dem Versuch vom 1. April 1902:

a) in der diplokaryotischen Gastrula der Fig. 19 und der zugehörigen normalen Kontrollgastrula (Fig. 18) von Strongylocentrotus (vgl. p. 18) einige Ektodermkerne in der Gegend des Akron (Figg. 18c und 19c). Das Oberflächenverhältnis ist für die kleineren Kerne ungefähr 30 : 57, für die größten 41 : 93.

Die auffallend hohe Zahl für die größten Diplokaryen beruht zum Teil wieder auf stärkerer Abplattung, zum anderen Teil aber dürfte sie wohl darauf zurückzuführen sein, daß, wie oben ausgeführt, das Stadium etwas jünger ist.

b) in einem krüppelhaftem diplokaryotischen Pluteus und einem normalen Kontrollpluteus (vgl. p. 20) entsprechende Be-

reiche des Mundfeldes (Figg. 20 und 21). Das Oberflächenverhältnis ist hier im Mittel ungefähr 33 : 60.

6) Aus dem Versuch vom 5. Dezember 1901 (vgl. p. 14) die beiden in Figg. 14a und 16a abgebildeten Fragmentgastrulae von Strongylocentrotus, von denen die eine amphikaryotisch, die andere hemikaryotisch sein muß. Es wurden die in Figg. 14b und 16b gezeichneten Ektodermkerne verglichen.

Das Oberflächenverhältnis ist für die kleinen Kerne ungefähr 14 : 30, für die größeren 21 : 42.

Da sonach die für die amphikaryotische Fragmentgastrula des letzten Versuches gefundenen Zahlen (30—42) mit den sub 5a) angeführten einer normalen Strongylocentrotus-Gastrula (30—41) übereinstimmen, lassen sich durch diese Vermittlung auch die Kerne unserer hemikaryotischen Gastrula (Fig. 16b) mit denen der diplokaryotischen Larven (Figg. 19c und 21) in Parallele stellen. Die für die Kernoberflächen gefundenen Zahlen sind dort 14—21, hier 57—93; das Verhältnis ist also im Mittel ungefähr 1 : 4.

Die Uebereinstimmung bei allen diesen Vergleichungen ist eine so große, daß wir es hier ohne Zweifel mit streng gesetzmäßigen Verhältnissen zu tun haben. Die Zahlen lehren, daß die Kerne diplokaryotischer Larven oder Larvenbezirke eine doppelt so große Oberfläche besitzen als diejenigen amphikaryotischer, und eine viermal so große als diejenigen hemikaryotischer. Es sind also die Oberflächen der Kerne ihrer Chromosomenzahl und damit auch der in ihnen enthaltenen Chromatinmenge direkt proportional.

Dieses Ergebnis ist deshalb merkwürdig, weil man sich die Kernvakuole auf Grund gewisser Erfahrungen als die Summe der Partialbläschen denkt, die je um ein Chromosoma entstehen können. Bei den Echiniden baut sich ja der Kern in der Tat aus der Verschmelzung der um die einzelnen Tochterchromosomen auftretenden Vakuolen auf. Danach möchte man erwarten, daß nicht die Oberfläche, sondern der Inhalt des Kernes der Chromosomenzahl proportional wäre.

Wenn wir nun versuchen, uns das von dieser Erwartung abweichende Resultat verständlich zu machen, so dürfte die Annahme am wahrscheinlichsten sein, daß darin das Bestreben eines jeden Chromosoma zum Ausdruck kommt, einen bestimmten, seiner

Größe entsprechenden Teil der Kernmembran oder, mit anderen Worten, der an die Kernhöhle angrenzenden Protoplasmafläche mit Beschlag zu belegen. Es ist für viele Objekte beschrieben worden, daß sich das Chromatin während der Kernrekonstruktion mehr und mehr gegen die Kernoberfläche zieht, so daß in manchen Fällen das Innere fast leer ist, und vor der Kernauflösung zeigt sich besonders deutlich, wie die meisten Windungen des feinen dichten Knäuels der Kernmembran entlang laufen [1]). Es ist ja auch, wenn die Tätigkeit der Chromosomen darauf beruht, Stoffe aus dem Protoplasma in sich aufzunehmen und solche dorthin abzugeben, die zweckmäßigste Anordnung, wenn jedes Element mit einem gewissen Bezirk direkt an das Protoplasma angrenzt. Beansprucht aber jedes Chromosoma unter allen Umständen einen gleich großen bestimmten Platz an der Kernmembran, so leitet sich daraus das von uns konstatierte Verhältnis mit Notwendigkeit ab.

Es ist etwas ganz Aehnliches, wie bei den von Driesch (24) festgestellten Größenverhältnissen der Larven aus ganzen, halben, Vierteleiern u. s. w., die auch nicht mit ihrem Volumen, sondern mit ihrer Oberfläche der Protoplasmamenge, aus der sie sich ableiten, proportional sind, weil eben dieses Protoplasma durch den Entwickelungsprozeß zu „Oberflächen“ — den embryonalen Blättern — angeordnet wird.

Hier dürfte die geeignetste Stelle sein, um schließlich noch einen sehr auffallenden Befund in Betreff der Kerngröße zur Sprache zu bringen. Aus einem meiner Versuche vom Jahre 1889 besitze ich noch zwei in Kanadabalsam eingebettete Zwergplutei von Echinus microtuberculatus, die ich aus kernlosen Fragmenten isoliert gezüchtet hatte und die deshalb bei unseren Folgerungen außer Betracht bleiben mußten, weil ich von diesem Versuch Kontrollobjekte aus ganzen Eiern und kernhaltigen Fragmenten nicht besitze. Immerhin war es nach dem, was oben (p. 13) über die Gleichartigkeit der Kerngrößen bei Larven aus verschiedenen Kulturen gesagt worden ist, von Interesse, die Kerngrößen jener beiden alten Larven mit denen der neuen zu vergleichen.

Zu meiner Ueberraschung fand ich nun, daß die Kerne der beiden hemikaryotischen Plutei von 1889 sehr erheblich kleiner

1) Es mag zur Illustration auf meine Abbildungen der Vorkerne von Ascaris meg. (6, Taf. I, Fig. 15—20) und die zugehörige Beschreibung (p. 36 ff.) hingewiesen sein.

sind als diejenigen der hemikaryotischen Echinuslarven von 1902. In Fig. 12 (Taf. I) sind einige Kerne der Scheitelwand von der einen Larve abgebildet, in genau der gleichen Vergrößerung, bei welcher Figg. 1c und 2c, sowie Figg. 3—6 gezeichnet sind. Die Kerne der anderen Larve stimmen mit den in Fig. 12 wiedergegebenen genau überein.

Vergleicht man nun diese Kerne mit denen der im Jahre 1902 gezüchteten hemikaryotischen Echinuslarven (Figg. 2c, 5, 6 und rechte Hälfte von Fig. 25b), so ergibt sich, daß ihre Oberfläche nur etwa halb so groß ist wie die der letzteren. Sind die einzelnen Chromosomen hier und dort gleich groß, so müssen, nach unserem Gesetz, die Echinuskerne von 1889 nur halb so viele Chromosomen enthalten haben wie die entsprechenden Kerne von 1902.

Es ist nun sehr bemerkenswert, daß ich bei meinen in den Jahren 1888 und 1889[1]) ausgeführten Zählungen der Chromosomen von Echinus als Norm 9 Chromosomen für jeden Vorkern festgestellt habe (8, p. 30), während ich, wie auch N. M. Stevens (45) im Winter 1902 als die Normalzahl für jeden Vorkern ungefähr 18 ermittelte (vgl. oben p. 6, Anmerk.). Es ist kaum zu bezweifeln, daß diese beiden Ergebnisse in kausalem Zusammenhang stehen, und die oben schon ausgesprochene Vermutung, daß Echinus microtuberculatus, gleich dem Pferdespulwurm, in einer uni- und bivalenten Varietät vorkommt, erhält damit eine neue Bekräftigung.

i) Das Verhältnis zwischen Kerngröße und Größe und Zahl der Zellen.

Neben der Abhängigkeit der Kerngröße von der Chromosomenzahl war das zweite Hauptergebnis des speziellen Teiles dieses, daß die Zellgröße und damit auch die Zellenzahl einer Larve eine Funktion der Kerngröße und also der Chromosomenzahl ist.

Entstehen zwei Larven aus gleich großen Protoplasmastücken, aber mit verschiedener Kernmenge, so besitzt die großkernige Larve größere und dafür weniger Zellen als die kleinkernige. Der Sinn dieses Verhältnisses kann nicht zweifelhaft sein. Die Wechselbeziehungen zwischen Kern und Protoplasma erfordern, daß beide Teile in einem bestimmten Mengenverhältnis zueinander stehen,

1) Die Figg. 49 und 52, Zellen-Studien III, welche die 9 Chromosomen selbständiger Spermakerne zeigen, stammen aus dem Jahre 1889.

welches R. Hertwig (32) durch den kurzen Ausdruck „Kernplasmarelation“ gekennzeichnet hat. Ein großer Kern vermag ceteris paribus einen größeren Zellleib zu versorgen als ein kleinerer. Da nun die Zellsubstanz während der ersten Entwickelungsvorgänge, solange noch nicht Substanzen von außen zugeführt werden, sich bei jeder Zellteilung auf die Hälfte verkleinert, wogegen der Kern, der nach jeder Teilung auf Kosten des Protoplasmas wieder auf seine alte Größe heranwächst, sich gleich bleibt [1]), wird durch jede Teilung das Mengenverhältnis beider zu Gunsten des Kernes verschoben, und es kann die richtige Kernplasmarelation für verschiedene Chromatinmengen der Ausgangszellen einfach dadurch erreicht werden, daß sich im Fall von abnorm wenig Chromatin die Embryonalzellen öfter, im Fall einer abnorm großen Chromatinmenge weniger oft teilen als normalerweise.

Ueberlegt man sich diesen Sachverhalt etwas näher, so wird man von vornherein die Forderung aufstellen, daß im Fall von zu wenig Chromatin in jeder Zellenfolge des Embryos mindestens eine Teilung mehr stattfinden und also die Zellenzahl das Doppelte betragen muß, im Fall von zu viel Chromatin umgekehrt mindestens ein Teilungsschritt ausfällt und also das gleiche Stadium mit der Hälfte der Normalzahl erreicht wird. Ganz allgemein aber würde diese Betrachtung zu dem Resultat führen, daß die Zellenzahl sonst gleicher, nur in der Chromosomenzahl verschiedener Larven im Verhältnis von 1 : 2 : 4 : 8 stehen muß.

Diese Forderung wird nun in der Tat durch die Fälle mit halber und doppelter Chromosomenzahl so genau, wie man es nur erwarten kann, bestätigt.

Ich stelle die Zählungen, die schon im speziellen Teil für die einzelnen Objekte mitgeteilt worden sind, hier zusammen, möchte aber vorher noch ein Wort sagen über den Grad der Exaktheit, der diesen Zahlen zukommt. Klar ist dieser ja für diejenigen Fälle, wo die Kerne in gleich großen, gleichwertigen Bezirken auf den mit dem Zeichenapparat entworfenen Skizzen gezählt worden sind. Diese Zahlen sind daher bei den Vergleichungen vor allem als maßgebend zu betrachten. Anders steht es mit den Zählungen, die sich über große gekrümmte Larvenflächen erstrecken, wo die Grenze, bis zu der gezählt worden ist, nicht genau angegeben werden kann. Es sei deshalb bemerkt, daß in allen Fällen dieser Art die Kerne bis zu jener Stelle gezeichnet worden sind, wo sie

1) Schematisch ausgedrückt.

sich in den aufeinander folgenden optischen Schnitten direkt zu decken beginnen. Werden alle Zeichnungen von einer und derselben Person ausgeführt, so wird diese Stelle für alle Objekte von gleicher Größe ziemlich die gleiche und der Fehler in Anbetracht der beträchtlich hohen Zahlen kein übermäßig großer sein. Im Uebrigen darf ich betonen, daß fast alle Zeichnungen angefertigt worden waren, ehe ich, erst aus ihnen, auf das ganz bestimmte Zahlenverhältnis aufmerksam geworden bin; sie sind also jedenfalls nicht zu Gunsten einer vorgefaßten Meinung korrigiert.

Es dienten zur Vergleichung:

1) Aus dem Versuch vom 31. März 1902 die in Figg. 1 und 2 abgebildeten gleich großen Fragmentplutei von Echinus, von denen der erstere amphi-, der letztere hemikaryotisch ist:

	hemikaryotische Larve	amphikaryotische Larve
Analwand (mit Ausschluß der Wimperschnurkerne)	317	167 ($2 \times 167 = 334$)
4 qcm der Zeichnungen, über dem After	56	29
Hälfte des analen Wimperschnurbereiches	163	86 ($2 \times 86 = 172$)

2) Aus dem Versuch vom 5. Dezember 1901:

a) die beiden in Figg. 14a und 16a abgebildeten gleich großen Fragmentgastrulae, von denen nach der Kerngröße die erstere amphi-, die letztere hemikaryotisch sein muß:

	hemikaryotische Larve	amphikaryotische Larve
animale Ektodermfläche bis ungefähr zum Aequator	244	134
4 mittlere qcm der Zeichnung	115	58

b) die beiden entsprechenden Objekte der Figg. 13 und 15:

	hemikaryotische Larve	amphikaryotische Larve
animale Ektodermfläche bis ungefähr zum Aequator	345	190
4 mittlere qcm der Zeichnung	104	54

3) Aus dem Versuch vom 1. April 1902 die in Fig. 19b abgebildete Monastergastrula und die in Fig. 18b wiedergegebene normale Gastrula von Strongylocentrotus:

	amphikaryotische Larve	diplokaryotische Larve
primäre Mesenchymzellen	43	23
animale Ektodermfläche bis ungefähr zum Aequator	378	181 ($2 \times 181 = 362$)
4 mittlere qcm der Zeichnung	71	31

4) Aus dem Versuch vom 22. März 1902 in dem dispermen Doppelspindelpluteus von Echinus nach der Zeichnung Fig. 25a ein symmetrischer groß- und kleinkerniger Bereich der Scheitelwand von 4 qcm:

hemikaryotischer Bezirk	amphikaryotischer Bezirk
59	32

Nach den Resultaten dieser Zählungen sind wir zu der Behauptung berechtigt, daß unter der Voraussetzung identischer Größe und gleichen Alters die diplokaryotische Larve ungefähr halb so viele Zellen besitzt wie die normale amphikaryotische, diese halb so viele wie die hemikaryotische. Es ist also die Zellenzahl der Seeigellarven der in den Zellen enthaltenen Chromosomenzahl umgekehrt proportional.

Daraus folgt aber ohne weiteres, daß das Zellvolumen einer diplokaryotischen Larve ungefähr doppelt so groß sein muß wie das einer aus gleich großem Ei entstandenen amphikaryotischen, das Zellvolumen dieser letzteren doppelt so groß wie dasjenige einer hemikaryotischen Larve von gleicher Eigröße. Die Zellgröße der Seeigellarven ist der in den Zellen enthaltenen Chromosomenzahl direkt proportional.

Da endlich, wie im vorigen Abschnitt festgestellt worden ist, der Kern nicht mit seinem Volumen, sondern mit seiner Oberfläche der Chromosomenzahl proportional ist, so leitet sich aus diesem und dem vorigen Satz noch der weitere ab, daß mit Erhöhung der Chromosomenzahl das Kernvolumen stärker wächst als das zugehörige Zellvolumen. Würden wir in unseren einzelnen Zeichnungen die Kerngröße auf das gleiche Maß bringen, so möchte man nach diesem Satz wohl erwarten, daß, je größer in den Originalen die Kerne waren, sie jetzt um so dichter liegen müßten. Führt man dies aber wirklich aus — mit ziemlicher Annäherung kann man den gewünschten Effekt einfach dadurch erreichen, daß man den kleinkernigen Bezirk mit der Lupe so stark vergrößert, bis die Kerne so groß

erscheinen wie in dem zu vergleichenden großkernigen — so ist von der erwarteten Verschiedenheit nichts zu bemerken; die Kerne scheinen in beiden Fällen gleich dicht zu liegen. Der Widerspruch, der hier aufzutreten scheint, löst sich jedoch, wenn man die Zellenform beachtet, sowie die Art, in der die Zellen den Embryo zusammensetzen. Die solide Kugel des Eies wird, wenn wir vom Mesenchym hier absehen, in einen Embryo verwandelt, der aus dickeren und dünneren cellulären Flächen besteht, welche Hohlräume umschließen. Diese Wände nun sind in ihrer Stärke von der Kern- und Zellgröße unabhängig. Ich habe dies an einer Anzahl vergleichbarer Objekte feststellen können. Zur Illustration sei auf die in Fig. 1c und 2c wiedergegebenen optischen Schnitte durch die Scheitelwand der beiden in Fig. 1a und 1b abgebildeten gleich großen Plutei hingewiesen. Die Wandstärke ist, obgleich wir es in der einen Larve mit der doppelten Chromosomenzahl und also auch doppelten Zellgröße zu tun haben, in beiden Objekten gleich. Ebenso klar zeigt sich die Unabhängigkeit der Wandstärke von der Zellgröße an dem in Fig. 23 abgebildeten optischen Längsschnitt durch ein Stück der Wimperschnur eines dispermen Pluteus, wo die gleiche Dicke gewahrt bleibt, obgleich die Wimperschnurleiste zum Teil aus sehr großen, zum Teil aus sehr kleinen Zellen besteht[1]).

Aus diesem Tatbestand folgt, daß, wenn wir eine Larvenschicht, wie das Ektoderm, von der Fläche betrachten, uns die Zelle mit dem Volumen 2 eine doppelt so große Oberfläche zukehrt wie die mit dem Volumen 1, und wenn also die Oberfläche ihres Kernes gleichfalls doppelt so groß ist wie die Kernoberfläche in der Zelle mit dem Volumen 1, so gelangen wir zu dem in unseren Flächenzeichnungen zu konstatierenden Verhältnis. Vergleichen wir dagegen in den optischen Durchschnitten, wie Figg. 1c und 2c, die Abstände der Kerne von der äußeren und inneren Zellenoberfläche, so ergibt sich, wie nach dem Gesagten selbstverständlich, eine ganz andere Proportion. Aus diesen beiden Bildern wird auch klar, daß, wenn die Chromosomenzahl noch mehr steigt, also z. B. auf das Doppelte der Normalzahl, der Kern selbst bei beträchtlicher Abplattung einen größeren

1) Die Ausnahme von dieser Regel, welche sich beim Vergleich von Figg. 18a und 19a ergibt, erklärt sich zum Teil jedenfalls daraus, daß die Larve der Fig. 19a etwas jünger ist; doch kommt hier wahrscheinlich noch ein anderes Moment in Betracht, worüber unten noch Einiges zu sagen sein wird.

Durchmesser besitzen würde, als die normale Wandstärke des Embryo an dieser Stelle beträgt. Die Embryonalwand wird in diesem Fall abnorm dick bleiben müssen, wie wir es in der diplokaryotischen Gastrula in der Tat gefunden haben. Der Konflikt, in welchen Kerngröße und Wandstärke hier geraten, dürfte allein genügen, um die stets mehr oder minder krankhafte Entwickelung der diplokaryotischen Larven zu erklären, während wir auf der anderen Seite verstehen, daß abnorm geringe Chromosomenzahl, wie bei der Merogonie, ohne Schaden vertragen wird.

Aus den in diesem Abschnitt festgestellten Tatsachen ergibt sich nun schließlich noch eine Beantwortung der interessanten Frage, wie sich unter den betrachteten verschiedenen Bedingungen die Gesamtmenge des Chromatins der Larven zur Gesamtmenge des Protoplasmas verhält. Ist die Wandstärke verschiedener Larven gleich, so enthalten solche von gleicher Größe gleich viel Protoplasma. Besitzt nun, wie wir es gefunden haben, die eine doppelt so viele Kerne als die andere, dafür aber in jedem Kern nur halb so viele Chromosomen, so ist die Gesamtmenge des Chromatins in beiden Larven die gleiche. Das Verhältnis der in dem Organismus vorhandenen gesamten Kernmenge zur gesamten Protoplasmamenge ist sonach unter den verschiedenen von uns betrachteten Umständen konstant.

k) Der Einfluß der Protoplasmamenge auf die Zellenzahl.

Wir gelangen nun zu einem Punkt, der sich den bisher so überaus einfachen und klaren Verhältnissen nicht ganz leicht einordnen läßt. Wir haben gesehen, daß bei einer Chromatinmenge von halber Normalzahl die Zellenzahl ungefähr die doppelte, daß bei doppelter Normalzahl von Chromosomen die Zellenzahl ungefähr die halbe der normalen ist. Wie verhält es sich aber nun, wenn der Kern der Ausgangszelle $^3/_4$ der normalen Chromosomenzahl oder $1^1/_2$ mal so viel besitzt? Die Schwierigkeit, welche diese Fälle bieten würden, ist klar. Nehmen wir an, ein normaler Keim habe mit 1000 Zellen ein bestimmtes Stadium erreicht, so besitzt derjenige mit der halben Normalzahl von Chromosomen auf dem gleichen Stadium 2000 Zellen. Der mit $^3/_4$ Normalzahl aber müßte, wenn die gleiche Proportion gewahrt bleiben soll, aus 1500 Zellen bestehen. Aus 1000 Zellen werden 2000, indem

sich jede einmal teilt; wie aber werden aus 1000 Zellen 1500? Nnr 500 dürfen sich teilen. Sie aber müßten dann ebenso zu klein sein im Verhältnis zu ibrer Kernmenge, wie die anderen zu groß bleiben.

Ich besitze nnn sichere Fälle dieser Art nicht, wohl aber andere, die uns vor ganz das gleicbe Problem stellen. Was wir nämlich in Bezng auf die Kernplasmarelation durcb Variation der Chromatinmenge erreichen können, läßt sich ebenso durch Variation der Protoplasmamenge erzielen. Nehmen wir an, ein Eifragment von der Größe 1 müsse, nm das richtige Verhältnis von Kern und Protoplasma zu erreichen, 512 Zellen [1]) liefern, und vergleichen wir damit ein Eifragment mit gleichem Chromatingehalt, aber von der Größe $1^1/_2$, so müßte dieses, wenn das bestimmte Verhältnis von Kern- und Protoplasmamenge gewahrt bleiben soll, um die Hälfte mehr Zellen besitzen. Hier erhebt sich die gleiche Frage: in welcher Weise sollen sich die Zellen, wenn sie auf 512 angelangt sind, weiterteilen, um die für jede beliebige Anfangsmenge an Protoplasma richtige Zellenzahl zu erreichen? Denn hier dürfen wir wirklich von beliebig sprechen, da sich Fragmente aller Größen, mögen sie amphikaryotisch oder hemikaryotisch sein, zu Larven entwickeln. Daß aber diese Larven wirklich unserem Gesetz: bei gleicher Chromosomenzahl gleich große Zellen, folgen und also ihren Dimensionen entsprechend alle möglichen Zellenzahlen darbieten, sei durch zwei Beispiele belegt. In Fig. 15 und 16a sind zwei (hemikaryotische) Gastrulae von Strongylocentrotus abgebildet, für welcbe schon oben konstatiert worden ist, daß sie in Kerngröße und Kerndichtigkeit, sonach also auch in der Zellgröße annähernd übereinstimmen. Die Durchmesser der beiden Larven verhalten sich ungefähr wie 7 : 9, ihre Oberflächen also, wenn wir uns die Gastrula als Kngeln denken, etwa wie 10 : 16,5. In ungefähr dem gleichen Verhältnis müßte die Zahl ihrer Zellen stehen, was sich aus der Vergleichung unserer Zeichnungen nur annäherungsweise bestimmen läßt. Denn es leuchtet ein, daß die Randpartie, in der die Kerne sich decken und bis zu der sie gezeichnet worden sind, bei der größeren Larve erheblich dicker ist als bei der kleineren, so daß bei der letzteren die äußersten der gezeichneten Kerne tiefer an den Aequator herabreichen als bei der ersteren. Immerhin stimmen die ge-

1) Ich wähle hier diese Zahl, welche bei gleichmäßigem Ablauf von 9 Teilungsschritten erreicht wird.

wonnenen Zahlen gut genug zu unserem Resultat; in der Zeichnung der Fig. 16a lassen sich 234, in der der Fig. 15 345 Kerne zählen, das ist annähernd das Verhältnis 1 : 1,5.

Drei andere vergleichbare Objekte von verschiedener Größe stehen uns in der normalen Gastrula der Fig. 18b und den beiden amphikaryotischen Fragmentgastrulae der Figg. 13 und 14a zur Verfügung, wobei allerdings zu bemerken ist, daß nur die beiden letzteren von gleichen Eltern stammen. Die Oberflächen dieser 3 Gastrulae verhalten sich ungefähr wie

1 : 1,5 : 2,8;

die Zellenzahlen stehen, nach den in den Zeichnungen gefundenen Kernzahlen 134, 190 und 378, ungefähr im Verhältnis

1 : 1,42 : 2,6.

Wir können also den Satz ableiten: die Zellenzahl ist ceteris parihus proportional der Ausgangsmenge des Protoplasmas.

Dieses Resultat haben schon Morgan (35) und besonders Driesch (22, 24) festgestellt, und zwar insofern in erheblich exakterer Weise, als sie Larven verglichen haben, die aus ganzen Eiern, aus $^1/_2$-, $^1/_4$- etc. Blastomeren entstanden waren, für die ihnen also das Verhältnis der Protoplasmamenge genau bekannt war. Allein die Versuche der beiden Autoren und speziell diejenigen von Driesch, so wertvoll sie ihrer Genauigkeit wegen auch sind, lassen uns gerade über den Punkt im Ungewissen, auf den es uns hier ankommt: das Vorhandensein der Zwischenzahlen. Denn die Protoplasmavolumina, die Driesch vergleicht, stehen, genau so wie die Chromatinmengen, die wir im vorigen Abschnitt verglichen haben, im Verhältnis 1 : 2 : 4, oder es stimmen wenigstens, was für unsere Frage das Gleiche besagt, und wovon unten noch zu reden sein wird, alle seine Partiallarven hinsichtlich der Zahl der Zellteilungen, die sie vom Ei an durchgemacht haben, mit den entsprechenden Bezirken der ganzen Eier völlig überein. Und somit bedeutet unsere obige Feststellung doch insofern etwas Neues, als sie beweist, daß der Satz von der Proportion zwischen Zellenzahl und Protoplasmamenge nicht nur für die speziellen Fälle der zum Ei in jenen einfachen Verhältnissen stehenden Protoplasmavolumina, sondern allgemein gültig ist.

Die Frage nun, wie der Keim die ihm hier gestellte Aufgabe löst, läßt sich nur vermutungsweise beantworten. Das Zusammenwirken zweier Faktoren könnte das Nötige leisten, nämlich 1) das Vorkommen inäqualer Zellteilungen und

2) ein gewisser Spielraum in der Kernplasmarelation. Daß das Verhältnis zwischen Kernmenge und Protoplasmamenge kein ganz starres sein kann, das scheint mir durch eine Reihe von Tatsachen bewiesen zu werden, die hier kurz betrachtet werden sollen.

In Fig. 17a und b sind in gleicher Ansicht zwei Zwerggastrulae von Strongylocentrotus (Versuch vom 5. Dezember 1901) abgebildet, welche beide aus $^1/_4$-Blastomeren gezüchtet sind, von gleichen Eltern stammend und unter genau gleichen Bedingungen (im gleichen Gefäß) aufgewachsen. Man sieht sofort, daß bei der einen die Kerne zahlreicher sind und dichter liegen als bei der anderen, eine Zählung ergibt für Fig. 17a 101, für Fig. 17b nur 73 Kerne. Eine dritte ganz gleichwertige Larve, an der ich den entsprechenden Bereich abgezählt habe, ergab die Zahl 87. Da zeigt sich also eine recht beträchtliche Variabilität der Zellengröße bei gleicher Chromatinmenge, wobei freilich zu beachten ist, daß sich die Verschiedenheiten noch ausgleichen können durch weitere Teilungen in den an Zellenzahl zurückgebliebenen Objekten. Und es ist in dieser Beziehung erwähnenswert, daß in den Larven mit 87 und 73 Kernen Mitosen zu sehen sind, in der mit 101 nicht.

Allein auch andere Betrachtungen führen zu dem Schluß, daß die Kernplasmarelation innerhalb gewisser Grenzen schwanken kann. Bei der äquatorialen Furche des Seeigeleies fallen die animalen und die vegetativen Blastomeren oft gleich aus, manchmal sind die animalen, manchmal die vegetativen, und zwar in verschiedenem Maße, größer. Von den vegetativen Zellen spalten sich dann wieder die in ihrer Größe etwas variablen Mikromeren ab. Es ist undenkbar, daß die Abkömmlinge dieser verschieden großen Zellen bei der weiteren Aufteilung des Protoplasmas schließlich in der Larve alle genau gleich groß werden.

Daß nicht ein ganz festes Mengenverhältnis zwischen Chromatin und Protoplasma bestehen kann, geht wohl auch daraus hervor, daß man im Pluteus, also nach Ablauf der eigentlichen Teilungsperiode, doch auf allen Stadien vereinzelte Zellteilungen findet (vgl. H. Schmidt, 42). Bei Annahme einer ganz strengen Kernplasmarelation müßten diese Zellen entweder vorher zu groß gewesen sein oder jetzt zu klein werden. Und da es sich hier, wie das allgemeine Vorkommen lehrt, um etwas völlig Normales handelt, werden wir uns das Verhältnis so vorzustellen haben, daß es in der Kernplasmarelation ein Optimum gibt, dem die Zelle zustrebt. Ist sie diesem Optimum ungeteilt näher, als wenn

sie sich teilen würde, so beharrt sie in ihrem Zustand, im anderen Fall teilt sie sich. Dabei aber muß es Grenzfälle geben, in denen der erstere Zustand dem Optimum ebenso nahekommt, wie der letztere. Und diese Fälle mögen dann unter Umständen zu solchen verspäteten Teilungen führen.

Der zweite Faktor, der zur Erklärung der nicht in dem einfachen Verhältnis 1 : 2 : 4 stehenden Zellenzahlen in Betracht kommen könnte, wäre, wie oben erwähnt, das Vorkommen inäqualer Zellteilungen. Studiert man die gerade in Durchschnürung begriffenen oder soeben geteilten Zellen einer Echinidenblastula oder -gastrula, so findet man nicht wenige Fälle, in denen die optischen Durchschnitte der beiden Schwesterzellen in ihrer Größe erheblich verschieden sind. Es läßt sich dies aus der verschiedenen Art, wie die beiden Zellen trotz ihres Abrundungsbestrebens zwischen die Nachbarzellen eingekeilt sind, leicht verstehen. Nun ist es freilich möglich, daß diejenigen Dimensionen der beiden Zellen, die man nicht sieht, sich so zueinander verhalten, daß die Volumina gleich sind; allein wahrscheinlich ist dies nicht.

Daß schon bei der dritten Furche des Echinideneies inäquale Teilungen vorkommen, ist oben erwähnt worden, das Extrem bildet die Teilung, durch welche die Mikromeren entstehen. Da die Kerne identisch sind, müssen durch solche inäquale Protoplasmateilung Zellen mit verschiedenem Mengenverhältnis dieser beiden Bestandteile entstehen, und es wird der Fall eintreten, daß die kleinere Tochterzelle bereits das Optimum der Kernplasmarelation erreicht hat, während die andere sich noch einmal zu teilen hat.

Ein Beispiel möge dies näher erläutern. Wir wollen von 2 Eiern ausgehen, welche, bei gleicher Kernmenge, die im Verhältnis 2 : 3 stehenden Protoplasmavolumina 256 und 384 besitzen, und wir wollen annehmen, daß das Optimum der Kernplasmarelation in den Larvenzellen bei dem Zellvolumen 4 erreicht sei. Nehmen wir weiter schematisch an, die Teilungen seien bis zur vorletzten alle völlig äqual verlaufen, so sind die Volumina der successiven Zellgenerationen in dem kleineren Keim

256, 128, 64, 32, 16, 8;

in dem größeren

384, 192, 96, 48, 24, 12.

Wir wollen nun annehmen, daß sich in unserem zweiten Keim eine Zelle vom Volumen 12 inäqual teile, so daß die Volumina

der Tochterzellen 7 und 5 seien. Dann würden sich die Durchmesser dieser beiden Zellen wie 19 : 17 verhalten, eine Ungleichheit, die über das, was an den optischen Schnitten sich teilender Larvenzellen beobachtet wird, sicher nicht hinausgeht. Die Zelle mit dem Volumen 5 würde sich, als dem Optimum möglichst nahe, nicht mehr teilen, die Zelle mit dem Volumen 7 würde 2 Zellen mit dem Volumen 3,5 liefern. Wir hätten also an Stelle der 2 Zellen mit dem Volumen 4 des ersten Keimes 3 mit den Volumina 5, 3,5, 3,5 im zweiten, und dies auf die ganzen Keime übertragen, würde ergeben, daß die Zellenzahlen der Larven der Protoplasmamenge der Ausgangszellen proportional wären. Natürlich würde eine inäquale Teilung in irgend einer früheren Zellgeneration den gleichen Effekt haben können.

Was wir im Vorstehenden ganz schematisch ausgemalt haben, wird sich nun in der Natur in sehr variabler Weise vollziehen. Auch bei jenem Keim, der bei exaktem Ablauf aller Teilungen für alle seine Zellen das Volumen 4 erreichen könnte, werden inäquale Teilungen und damit Abweichungen vom Optimum der Relation vorkommen. Oft wird die Tendenz nach dem Optimum verlangen, daß für 2 Zellen im kleineren Keim auch im größeren nur 2 anstatt 3 vorhanden sind. Dafür werden es an anderer Stelle 4 sein. Und so wird bei größeren Zahlen, wie sie uns hier beschäftigen, doch immer ungefähr eine der Protoplasmamenge proportionale Gesamtzahl von Zellen auftreten müssen. Daß aber diese Proportionalität wirklich nur eine ungefähre ist, dürfte aus den oben angeführten Zahlen zu schließen sein.

Was nun an unserem Beispiel für das Mengenverhältnis 2 : 3 erläutert worden ist, läßt sich leicht auf alle anderen Fälle anwenden, was nicht weiter ausgeführt zu werden braucht.

Ob die betrachteten Momente zur Erklärung des Sachverhaltes ausreichen, muß fraglich bleiben; es wären noch andere Einrichtungen denkbar, welche in gleicher Richtung regulatorisch wirken könnten, freilich wohl keine von solcher Einfachheit. Wie dem aber auch sein mag, das Wichtige, worin das Ergebnis dieses Abschnittes mit dem des vorigen übereinstimmt, ist die Konstatierung jenes überraschend gesetzmäßigen Verhältnisses zwischen Kern- und Zellgröße unter den verschiedensten Bedingungen.

Ueberblickt man alle Umstände, die wir bei dieser Regulationsfähigkeit der Echinidenlarven kennen gelernt haben, so wird man zu der Ueberzeugung kommen, daß die Keime, die ihre Entwickelung mit mehr oder weniger als der normalen Kernmenge

oder mit abnormer Protoplasmamenge durchzuführen haben, nicht vor eine wirklich neue Aufgabe gestellt sind. Die Zahl der Zellteilungen bis zu einem bestimmten Larvenstadium ist, wie schon die normalen Produkte bei stark abgeändertem Furchungstypus beweisen, keine für die einzelnen Zellenfolgen im voraus fixierte; die Zellen teilen sich eben so lang, bis das richtige Verhältnis von Protoplasma und Kern, so gut als es unter den gegebenen Umständen möglich ist, erreicht ist. Dieser celluläre Mechanismus ist ein so universeller, daß die Aufgabe innerhalb gewisser Grenzen für jede gegebene Kombination von Chromatinmenge und Protoplasmamenge ohne Beanspruchung sekundärer Regulationseinrichtungen gelöst werden kann.

Es mag schließlich noch darauf hingewiesen werden, daß wir in den besprochenen Tatsachen ein inneres, Zellteilung bewirkendes Moment kennen gelernt haben, nämlich das Mißverhältnis zwischen Kern- und Protoplasmenge. In unsere Unwissenheit über die Ursachen, welche eine Zelle zur Teilung veranlassen, bringt diese Feststellung wenigstens einen kleinen Schimmer von Licht. Wenn uns auch für manche Fälle bekannt ist, unter welchen äußeren Umständen Zellteilung eintritt, ja wenn wir selbst durch bestimmte Eingriffe im Stande sind, Zellen mit Sicherheit zur Teilung zu veranlassen, so wüßte ich doch bisher keinen Fall, für den exakt bekannt wäre, was dabei im Zellengleichgewicht verändert wird, um die Teilungsvorgänge zu veranlassen.

1) Bemerkungen über die Zellenform der Echinidenlarven.

Schon oben (p. 49) hatte ich auf die Tatsache aufmerksam zu machen, daß die Wände von gleichalterigen und gleich großen Larven oder Larvenbezirken die nämliche Dicke besitzen, mögen sie aus großen oder kleinen Zellen zusammengesetzt sein. Die Figg. 1c und 2c, Fig. 23 und der Darm in Fig. 22b [1]) illustrieren diesen Sachverhalt. Für die dünnwandigen Larventeile, in denen die Kerne in einer Schicht liegen, ist es sicher, für die dickwandigen, wie die Wimperschnur, nach allen sonstigen Erfahrungen nicht zu bezweifeln, daß jede Zelle die ganze Dicke des Epithels

---

1) Im Ektoderm dieser Larve finden wir sogar den kleinzelligen Bereich dicker.

durchsetzt. Daraus leitet sich der Satz ab, daß die geometrische Form homologer Zellen je nach dem Chromatingehalt und der davon abhängigen Zellgröße eine verschiedene ist. In der Richtung der Zellenachse haben die Zellen gleiches Maß, die transversalen Durchmesser dagegen sind je nach der Zellgröße variabel [1]).

Auch dieser Befund erscheint bei genauerer Betrachtung nur als eine Erweiterung dessen, was wir in den normalen Objekten vorfinden. Der axiale Durchmesser, welcher die Wandstärke der Larve bestimmt, ist bei gleichwertigen Zellen der gleiche, die transversalen Zelldimensionen sind in einer und derselben Zelle äußerst variabel, wie man sich an dem unregelmäßigen Netz der Zellgrenzen an Silberpräparaten leicht überzeugen kann. Es erscheint daher nur konsequent, daß bei Verkleinerung oder Vergrößerung der Zelle diese Volumänderung durch Veränderung der schon normalerweise variablen Zelldurchmesser geschieht. Das Zweckmäßige dieser Einrichtung ist klar; sie sichert den Keimen unter verschiedenen Bedingungen die normalen Proportionen.

Tatsachen der betrachteten Art führen leicht zu der Auffassung der Zelle als eines bloßen Bausteines. Die Form und Stärke der Larvenwände erscheint als das Feste, durch etwas den Zellen Uebergeordnetes Bestimmte, und diesen gleichsam vorgezeichneten Raum füllen die Zellen aus, mögen sie groß oder klein sein. Genauere Analyse scheint mir jedoch eine solche Betrachtungsweise keineswegs zu fordern. Neben dem verwirklichten Zustand, daß bei verschiedenem Zellvolumen die Achse konstant, die übrigen Durchmesser variabel sind, wäre noch der zweite denkbar, daß die Zellen in allen Dimensionen proportional vergrößert oder verkleinert, also den typischen geometrisch ähnlich wären. Bei gleicher Ausgangsmenge von Protoplasma müßte dann im Fall der Hemikaryose die Larve entsprechend dünnwandiger und größer ausfallen als die amphikaryotische. Man würde, wenn diese Möglichkeit realisiert wäre, vielleicht geneigt sein, den Zellen eine aktivere Rolle bei der Gestaltung des Embryonalkörpers zuzuerkennen. Ob aber mit Recht, scheint mir zweifelhaft zu sein. Denn so gut wir den Zellen eine solche Struktur zuschreiben können, daß ihnen durch dieselbe bei verschiedener Größe die gleiche Form vorgeschrieben wäre, können wir uns ihre proto-

1) Die „Regel von der fixen Zellform", die Driesch (24, p. 399) für verschieden große Larven realisiert gefunden hat, gilt also nur bei identischer Chromatinmenge.

plasmatischen Bedingungen auch so denken, daß sie eine bestimmte Achsenlänge, unabhängig von ihrer Größe, gewinnen müssen. Aber freilich bleibt, auch wenn dies zutreffen sollte, in diesem Feld fast alles im Dunkeln.

m) Die Versuche von Gerassimow. Ueber das Verhältnis von Protoplasmawachstum und Kernwachstum.

Schon bevor ich die Hauptresultate der oben beschriebenen Versuche mitgeteilt hatte (15), war eine Veröffentlichung von Gerassimow erschienen (26)[1]), deren Ergebnisse zu den meinigen eine wichtige Ergänzung bilden. Es ist Gerassimow gelungen, Zellen von Spirogyra während ihrer Teilung so zu beeinflussen, daß die ganze Kernsubstanz in die eine Tochterzelle gelangte, die andere kernlos blieb. Es ist dies der gleiche, wenn auch nach der Natur der Objekte in seiner Wirkung verschiedene abnorme Vorgang, den ich früher für Seeigeleier beschrieben hatte (11), und wir werden uns das von Gerassimow nicht genauer verfolgte Schicksal des Chromatins in gleicher Weise zu denken haben, wie es für jenen Fall von Echinus durch M. Boveri (2) festgestellt worden ist; nämlich so, daß sich die Chromosomen in ihre Tochterchromosomen spalten und diese alle in die eine Tochterzelle gelangen, deren Kern also mit der doppelten Elementzahl das Doppelte der normalen Chromatinmenge besitzt. Die abnorm große Kernmenge bewirkt nun bei Spirogyra, daß diese Tochterzelle sich nicht mit dem typischen Heranwachsen auf die Größe der Mutterzelle begnügt, sondern ein beträchtlich größeres Volumen erreicht, ehe sie wieder zur Teilung schreitet.

Wir treffen hier also genau die gleiche Erscheinung wie bei meinen Versuchen: Ist das normale Mengenverhältnis von Kern und Protoplasma in einer Zelle gestört, so tritt ein Prozeß ein, der dasselbe auf die normale Proportion bringt. Hier wie dort zeigt sich die Chromatinmenge der Zelle als die feste unveränderliche Größe, der sich das Protoplasma in seiner Menge anzupassen hat.

1) Die Resultate Gerassimows waren mir damals unbekannt; ich lernte sie erst aus seiner kurz nach meinem Aufsatz erschienenen zweiten Abhandlung (27) kennen. Eine dritte, kürzlich veröffentlichte (28) erweitert seine Befunde auch auf Zellen mit abnorm geringer Kernmenge. Auch diese Ergebnisse harmonieren, wie Gerassimow selbst schon erwähnt hat, aufs beste mit den meinigen.

Soweit es sich hierbei um den Kern handelt, sind die in Betracht kommenden Tatsachen schon im Abschnitt g) ausführlich analysiert worden. Es sei daher hier nur betont, daß in den beiderlei Fällen, so verschieden sie im Uebrigen auch sind, das Mißverhältnis nicht dadurch ausgeglichen wird, daß der Kern, wo er zu klein ist, größer wird, oder wo er zu groß ist, im Wachstum zurückbleibt, sondern überall finden wir, daß der Zellkörper die der abnormen Kerngröße entsprechende Größe annimmt, im einen Fall durch abnormes Wachstum, im anderen (Hemikaryose der Echiniden) durch Teilung ohne darauf folgendes Wachstum.

Es steht mit dem eben Gesagten natürlich nicht im Widerspruch, daß bei den Echiniden im Fall der Hemikaryose das Mißverhältnis in letzter Instanz durch Chromatinvermehrung ausgeglichen wird. Denn das Wesentliche in der obigen Betrachtung ist eben, daß nicht in einem bestimmten Zellenindividuum die zu geringe Chromatinmenge durch Wachstum auf das zur Erreichung der Kernplasmarelation nötige Maß gebracht werden kann.

Das Chromatin zeigt sich in dieser Beziehung als unregulierbar und, im Fall der Verminderung, unregenerierbar, das Protoplasma dagegen bietet die nötige Regulationsfähigkeit in vollstem Maße dar. Bis zu einem gewissen Grad läßt sich dieser Gegensatz noch schärfer präzisieren. Die Unregulierbarkeit der Chromatinmenge liegt nach den Erörterungen im Abschnitt g) darin, daß das Chromatin aus einer festen Zahl von Individuen besteht, welche uns als Tochterchromosomen in ihrem Jugendzustand, als Mutterchromosomen in ihrem ausgewachsenen und nicht überschreitbaren Zustand bekannt sind. Alles über den ausgewachsenen Chromosomenzustand hinausgehende Chromatinwachstum ist sonach an die Vermehrung dieser Chromatinindividuen gebunden, und da diese Vermehrung ungemein fest mit der Verteilung der Tochterchromosomen auf 2 Zellen verknüpft ist, ist ein regulatorisches Wachstum des Chromatins in einer gegebenen Zelle — ohne das Eingreifen einer nicht zur Teilung führenden, also abnormen Mitose — unmöglich. Vergleichen wir damit das Protoplasma, so ist das, was wir sagen können, freilich nur negativer Natur. Wir wissen nichts von Elementarindividuen, welche dem Protoplasmakörper zu Grunde liegen könnten; fehlen sie, so ist das Protoplasmawachstum überhaupt ein ganz anderer Vorgang als das Kernwachstum. Sollten sie aber, für unsere Mittel unerkennbar,

doch vorhanden und das Protoplasmawachstum ebenso an ihre Vermehrung gebunden sein, wie das Chromatinwachstum an die Vermehrung der Chromosomen, so würde die von Gerassimow festgestellte Regulierbarkeit der Zellgröße durch abnormes Wachstum wenigstens die eine Aussage gestatten, daß die Vermehrung dieser Protoplasmaelemente nicht mit der Zellteilung zu einem einheitlichen Prozeß verknüpft ist, wie die der Chromosomen, sondern sich unabhängig davon vollzieht.

Worauf hier weiterhin aufmerksam gemacht werden darf, das ist die Beleuchtung, in welche durch die beiderlei Versuche die normalen Prozesse treten, an die sie sich anschließen. Wenn wir sehen, daß die Unterlassung oder Einschaltung eines Teilungsschrittes in der Entwickelung der Echiniden davon abhängt, ob je nach der Menge des vorhandenen Chromatins die Kernplasmarelation in einer früheren oder späteren Zellgeneration erreicht ist, wenn wir also das Mißverhältnis zwischen Kern und Protoplasma als die Ursache der Zellteilung bezeichnen dürfen, so erscheint uns überhaupt der ganze rapide Zellteilungsprozeß der Furchung durch das Streben nach der Kernplasmarelation hervorgerufen. Im Ei finden wir ein ungeheures Mißverhältnis; die Kernmenge ist im Vergleich zu der des Protoplasmas viel zu klein. Indem die Zellvermehrung des Furchungsprozesses das Eigentümliche hat, daß zwar die Kernsubstanz durch das nach jeder mitotischen Halbierung eintretende Heranwachsen sich mit jedem Teilungsschritt verdoppelt, die Zellsubstanz dagegen im Ganzen nicht nur nicht wächst, sondern sogar durch das auf seine Kosten wachsende Chromatin sich vermindert, wird das Mißverhältnis bei jedem Teilungsschritt kleiner [1]).

Nach diesem Ergebnis muß also schon dem unbefruchteten Ei eine sehr starke Tendenz zur Teilung, d. i. zu parthenogenetischer Entwickelung innewohnen, und wenn diese spontane Teilung typischerweise nicht erfolgt, so muß dies wohl an einer Hemmung in dem Teilungsapparat liegen, eine Auffassung, zu der ich ja bereits vor Jahren (4, 9) auf einem ganz anderen Weg, nämlich durch die Analyse der normalen und pathologischen Befruchtungsvorgänge gelangt bin.

1) Auf diese Bedeutung des Furchungsprozesses habe ich bereits 1892 (9, p. 468) hingewiesen; seither haben Morgan (35), Driesch (22) und R. Hertwig (32) sich eingehender mit dieser Frage beschäftigt.

In ganz ähnlicher Weise läßt sich die Abnormität bei Spirogyra auf normale Verhältnisse beziehen. Erscheint das abnorme Protoplasmawachstum bei abnormer Vergrößerung des Kernes als ein Streben nach Herstellung der Kernplasmarelation, so erklärt sich das normale Heranwachsen einer jeden Tochterzelle in der gleichen Weise. Ist nämlich in der typischen ausgewachsenen Zelle das richtige Verhältnis zwischen beiden Teilen annähernd vorhanden gewesen [1]), so wird dasselbe nach der Teilung, wo Kern und Protoplasma sich halbieren, zunächst auch in der Tochterzelle bestehen. Allein nun wächst das Chromatin der Tochterzelle wieder zur Menge der Mutterzelle heran, die Relation ist gestört und muß sich durch entsprechendes Wachstum des Protoplasmas wiederherstellen. So erscheint uns also auch bei dem normalen Heranwachsen der Zellen nach vollzogener Teilung die Kernsubstanz als das führende Element.

n) Verwandte Erfahrungen. Der Satz von der fixen Zellgröße.

Die Botaniker Sachs (41) und Strasburger (46) haben sich zuerst die Frage vorgelegt, ob verschieden große Organe des gleichen Baues bei einem und demselben Pflanzenindividuum Zellen in gleicher Zahl, aber verschiedener Größe enthalten, oder ob die Zellengröße fest ist und die Zellenzahl verschieden. Die Untersuchung ergab, daß das letztere zutrifft [2]).

Für tierische Objekte hat, soweit ich sehe, zuerst Driesch (22) etwas Entsprechendes festgestellt, indem er aus Asterias-Eiern von verschiedener Größe Larven aufzog und die Zahl der Darmzellen ermittelte. Diese Zahl war ungefähr proportional dem Eivolumen, woraus also auch hier annähernd gleiche Zellgröße für verschieden große Organe folgt. Eine weitere Bestätigung dieses Satzes lieferte C. Rabl (40) durch Vergleichung homologer Organe bei verwandten, aber verschieden großen Species; auch hier fand sich die Zellgröße konstant, die Zellenzahl nach der Organgröße wechselnd. Ein gleiches Resultat für eine und dieselbe Species, nämlich für den Menschen, ergab sich schließlich mir selbst durch

1) Gerassimow (27) hält es für wahrscheinlich, daß die Zellteilung dadurch veranlaßt wird, daß die Masse des Protoplasmas stärker wächst als die Kernmasse und daß dadurch das richtige Verhältnis gestört wird. Diese Annahme enthält keinen Widerspruch gegen das oben Geäußerte.

2) Vgl. auch E. Amelung (1).

Vergleichung der Zellgröße von Riesen und Zwergen mit der von normal großen Individuen. Wie schon bei anderer Gelegenheit (18) mitgeteilt, habe ich die Größe und Zahl der Knochenkörperchen eines Phalangendurchschnittes des von Langer beschriebenen „Grenadiers“ (Skeletthöhe 208,7 cm), sowie abgeschabtes Epithel der Zungenschleimhaut des 238 cm hohen Riesen Feodor Machnow mit den entsprechenden Verhältnissen normal großer Individuen vergleichen können. Seither bot sich mir Gelegenheit, auch Zungenepithel des etwa 21-jährigen, 87 cm hohen Zwerges Smaun Sing Hpoo zu prüfen. Die Größe dieser Zellen beim Riesen- und Zwergwuchs stimmt mit denen von Individuen normaler Größe völlig überein. Die verschiedene Größe der Individuen beruht also auch hier auf verschiedener Zellenzahl.

Von großer Bedeutung für die kausale Analyse des hier vorliegenden Problems ist nun gerade unser Objekt, der Echinidenkeim, gewesen, an dem, schon vor den letztgenannten Untersuchungen von Rabl und mir, Morgan und Driesch zu wichtigen experimentellen Ergebnissen gelangt waren, von denen schon oben kurz die Rede war. Schon 1895 hat Morgan (35) die Zellenzahl von Larven aus isolierten Blastomeren, aus Bruchstücken der Blastulawand, sowie aus Eifragmenten festzustellen gesucht. Er ist hierbei zu dem Resultat gelangt, daß die Zellenzahl der Larven aus isolierten Blastomeren ungefähr der Größe dieser Blastomeren proportional ist, daß Larven aus Eifragmenten im Durchschnitt um so weniger Zellen aufweisen, je kleiner sie sind. Er formulierte bereits den Satz, daß die bestimmte Zellgröße es sei, welche, wenn erreicht, der Teilung ein Ende setze, sowie den weiteren, daß die Grenze der Teilbarkeit jeder Zelle durch das Verhältnis von Kern und Protoplasma — also die Kernplasmarelation — bestimmt sei.

Hat sonach Morgan unzweifelhaft das Verdienst, die Wichtigkeit, die den Zerstückelungsversuchen an Echinidenkeimen für unsere Fragen zukommt, zuerst klar und in ihrer ganzen Tragweite erkannt zu haben, so ist von der Sicherheit seiner tatsächlichen Ermittelungen bei jenen ersten Versuchen nicht etwas gleich Vorteilhaftes zu sagen. Ja, man wird Driesch (22) beistimmen müssen, wenn er nach eingehender Analyse der Morganschen Resultate sich darüber wundert, wie aus den von dem Autor ermittelten Daten die Schlüsse, die wir in den Zusammenfassungen finden, konnten gezogen werden.

Driesch hat nun das Problem selbst in Angriff genommen

(22) und dabei vor allem einen der schwächsten Punkte der Morganschen Untersuchungen glücklich überwunden: den Mangel einer sicheren Bestimmung der verglichenen Stadien. Driesch benützte bei seinen Vergleichungen vor allem das primäre Mesenchym, weil hier nicht nur die Zählung sehr leicht und sicher auszuführen ist, sondern auch die Aequivalenz der einzelnen Keime keinem Zweifel unterliegen kann. Ueberdies war Driesch bei seiner neueren Behandlung des Problems (24) in der Lage, die Herbstsche Methode der Blastomeren-Isolation zu benutzen und auf diese Weise tadellose Blastomeren aller Generationen in Fülle zu gewinnen. Seine Resultate bei der Mesenchymzellen-Zählung (und auch bei einer Vergleichung der Zellenzahl des Urdarmes einer $^1/_4$-Gastrula mit der einer normalen) lieferten nun eine volle Bestätigung der allgemeinen Morganschen Sätze: die Larve aus einer $^1/_2$-Blastomere besitzt nur ungefähr die Hälfte, die aus einer $^1/_4$-Blastomere den vierten Teil, die $^1/_8$-Larve $^1/_8$ etc. der Zellen einer gleich weit entwickelten Normallarve, die aus 2 Eiern gebildete Einheitslarve die doppelte Zahl (23), woraus unmittelbar folgt, daß alle diese in ihrer Größe so sehr verschiedenen Objekte trotz typischer Bildung und geometrischer Proportionalität Zellen von ungefähr gleicher Größe besitzen.

Diese Erfahrung hat Driesch als die Regel von der fixen Größe spezifischer Organzellen formuliert [1]).

Sollte dieser Satz nichts anderes sein, als ein kurzer Ausdruck für einen in einer Reihe von Fällen beobachteten Sachverhalt, so wäre nichts gegen ihn zu erinnern. Nachdem aber der Sinn, den Driesch ihm beilegt, der ist, daß die fixe Größe eine konstitutionelle Eigenschaft der Organzellen und nicht etwa nur nebensächliche Folge einer anderen Gesetzlichkeit sei, ist es nicht überflüssig, darauf hinzuweisen, daß die Erfahrungen, auf welche sich Driesch allein gestützt hat, zu einer solchen Aussage nicht berechtigen. Für alle von ihm geprüften Objekte ist es nämlich charakteristisch, daß die Zellen, die er in Parallele stellt, vom Ei her gerechnet, die gleiche Zahl von Zellteilungen hinter sich haben, wie diejenigen einer Normallarve des gleichen Stadiums. Die Zellen der $^1/_2$-Larve mit der Hälfte, die der $^1/_4$-

1) Ueber die von Morgan, Herlitzka und Driesch stammenden übereinstimmenden Erfahrungen an den Partiallarven anderer Organismen siehe bei Driesch (22). Auch hat Morgan neuerdings nochmals Zählungen für Echinidenkeime mitgeteilt (37, 38), die mit denen von Driesch aufs beste übereinstimmen.

Larve mit dem Viertel der normalen Zellenzahl gehören unter sich und mit der Normallarve verglichen, der nämlichen Zellengeneration an, und das Gleiche gilt für diejenigen der $^2/_1$-Larven mit der doppelten Zellenzahl. Und wenn auch in der vegetativen $^1/_8$-Larve vielleicht gewisse Zellen des Urdarmes, die sonst aus den Mesomeren hervorgehen, von den Mikromeren abstammen und damit einer früheren Zellengeneration angehören, als die normalen Entohlastzellen, so haben sie doch, rein als Larvenzellen betrachtet, die typische Zahl von Teilungsschritten hinter sich.

Außer dem von Driesch gezogenen Schluß ist also zunächst noch der zweite möglich: die Zellen müssen, um die für ein bestimmtes Larvenstadium nötigen Eigenschaften zu gewinnen, entsprechend der Eiregion, aus der sie stammen, eine bestimmte Zahl von Teilungen durchmachen. Ist die bestimmte Zellengeneration erreicht, so ist damit auch die Fähigkeit zur Bildung des bestimmten Larvenzustandes gegeben. An die Stelle des Satzes von der „fixen Zellgröße" hätte der von der „fixierten Zahl der Teilungsschritte" zu treten. Die fixe Zellgröße wäre nur eine gleichgültige Folge dieses Gesetzes. Daß aber diese Alternative in Erwägung zu ziehen ist, dafür genügt der Hinweis auf streng fixierte Zellengenerationsfolgen mit successiver Eigenschaftsänderung, wie sie in der Oo- und Spermatogenese vorliegen.

Wenn aber auch durch die Versuche von Driesch die von ihm vertretene Auffassung nicht bewiesen ist, richtig ist sie allerdings. Es läßt sich an Echinidenkeimen streng experimentell die zweite Möglichkeit ausschließen, womit nur die erstere übrig bleibt. Das einfachste Verfahren zu diesem Behuf ist dieses, daß man anstatt Larven aus Blastomeren verschiedener Generation solche aus verschieden großen Eifragmenten vergleicht.

Alle Eifragmente stimmen darin untereinander und mit dem ganzen Ei überein, daß sie nach der gleichen Zahl von Teilungsschritten die gleiche Zellenzahl besitzen. Wäre also die Zahl der Teilungsschritte das Maßgebende, so müßten alle Fragmentlarven[1]) gleiche Zellenzahl, aber je nach der verschiedenen Größe des Fragments verschieden große Zellen besitzen. Zeigen sie dagegen identische Zellgröße und also je nach ihrer Größe verschiedene

1) Natürlich dürfen bei dieser Vergleichung nur entweder Larven aus kernhaltigen oder nur solche aus kernlosen Fragmenten miteinander verglichen werden.

Zellenzahl, so ist damit bewiesen, daß es nicht auf eine bestimmte Zahl von Teilungen, sondern auf Erreichung einer bestimmten Zellgröße ankommt.

Schon bei MORGAN (35, 37), der das ganze Problem sehr klar durchgedacht hat, findet sich diese Ueberlegung, und dieser Forscher hat sich auch bereits 1895 auf Grund seiner Beobachtungen für die zweite Möglichkeit entschieden. Er ist neuerdings (38) nochmals auf die Frage zurückgekommen, mit ganz dem gleichen Resultat.

Ich selbst hatte bei meinen verschiedenen Experimenten reichlich Gelegenheit, einwandsfreie Objekte der postulierten Art zu vergleichen. Hierüber sind bereits oben zu anderem Zweck einige Daten mitgeteilt worden. Ueberall zeigt sich, daß Gastrulae und Plutei aus verschieden großen Fragmenten auf gleicher Fläche annähernd gleich viele Kerne und also auch gleich viele Zellen besitzen, sonach je nach der verschiedenen Größe der Larve in verschiedener Zahl. Zur Illustration sei nochmals auf die amphikaryotischen Gastrulae der Figg. 13, 14a, 18h, auf die hemikaryotischen der Figg. 15 und 16a hingewiesen. Beschäftigen wir uns zunächst mit den beiden letzteren, so zeigt, wie oben erwähnt, die Skizze der kleineren Larve auf einer mittleren Fläche von 4 qcm 115 Kerne, die der größeren auf gleichem Bereich 104 Kerne, also nahezu die gleiche Dichtigkeit und somit ungefähr identische Zellgröße. Dagegen ist die Gesamtzahl der auf der oberen Hemisphäre des Ektoderms sichtbaren Kerne in der kleinen Larve 234, in der großen 345. Die drei amphigonischen Gastrulae bieten auf entsprechendem Bereich die Kernzahlen 134, 190, 378 dar.

Wir haben hier also den klarsten Beweis, daß, wie schon MORGAN es formuliert hat, nicht eine vorausbestimmte Zahl von Zellteilungen stattfinden muß, sondern daß es eine bestimmte Zellgröße ist, die erreicht werden soll und unter die der Keim nicht herabgeht [1]).

1) Man könnte denken, daß schon der Vergleich der merogonischen mit der amphigonischen Larve gleicher Größe oder Vergleichung der Monasterlarve mit der normalen Larve erlaube, den Satz der fixierten Teilungsschritte auszuschließen. Dies ist jedoch nicht der Fall. Denn wenn auch die Zellen der merogonischen Larve einen Teilungsschritt mehr hinter sich haben als die der amphigonischen, so wäre es eben sehr wohl denkbar, daß zwar eine bestimmte Mindestzahl von Teilungen durchgemacht sein muß, um die Befähigung zu einem bestimmten Stadium herzustellen, daß es aber dann ohne Schädigung auch mehr sein dürfen. Und was die

Nach diesem Befund möchte man erwarten, daß es gleichgültig sein müsse, ob man eine Larve aus einer $^1/_4$-Blastomere oder aus einem ebenso großen, normal befruchteten, kernhaltigen Fragment züchte. Sie sollten in Zahl und Größe der Zellen identisch sein. Allein schon MORGAN (35) hat gefunden, daß Eibruchstücke relativ mehr Zellen produzieren, als ihrem Volumen entsprechen würde, und ein Versuch, den ich selbst zur Prüfung dieser Frage angestellt habe, bestätigt diesen Befund. Einzelne Ergebnisse dieses Experiments sind zu anderen Zwecken schon oben verwertet worden; der ganze Versuch (vom 5. Dezember 1901) enthält Folgendes.

Von den Eiern eines Strongylocentrotus-Weibchens wurde ein Teil zu Fragmenten zerschüttelt. Dieses Material wurde im Ganzen befruchtet und in 3 Gefäßen seiner Entwickelung überlassen. Der andere Teil des Eimaterials wurde direkt befruchtet, sodann wurde durch Schütteln die Dotterhaut entfernt, und eine Anzahl dieser Objekte wurden durch Anwendung kalkfreien Wassers auf dem Vierzellenstadium in ihre 4 Blastomeren zerlegt. 120 solche isolierte $^1/_4$-Blastomeren wurden gemeinsam in einem Schälchen gezüchtet. Es mag nebenbei erwähnt sein, daß sie, den DRIESCHschen Feststellungen entsprechend, typische $^1/_4$-Furchung darboten. Die Befruchtung der zweiten Portion, aus der die $^1/_4$-Blastomeren isoliert wurden, war eine halbe Stunde früher vorgenommen worden als die der Fragmente. Die Keime aus den Blastomeren sind also, auf den Moment der Befruchtung berechnet, etwas älter.

Nach 48 Stunden hatten sowohl die Blastomerenkeime, wie die aus den kleineren Fragmenten entstandenen Larven das Stadium der fertigen Gastrula mit sekundärem Mesenchym erreicht und wurden nun gleichzeitig abgetötet. Schon oben (p. 14) ist darüber berichtet worden, daß die Zwerggastrulae des Schüttelmaterials in zwei Typen vorkommen, einem großkernigen und einem

---

Monasterlarve anlangt, so haben ihre Zellen, wenn ein bestimmtes Stadium erreicht ist, zwar eine Teilung weniger durchgemacht, als die des normalen Keimes, aber ebensoviele karyokinetische Cyklen und Chromosomenspaltungen, und es ist ja bei jener Annahme von vornherein das zu Erwartende, daß nur die bestimmte Succession mitotischer Prozesse, nicht aber die Zahl der Protoplasmadurchschnürungen das Wesentliche ist, wofür wir übrigens in einigen Fällen, wo sich wirkliche Eigenschaftsänderungen an Zellteilung geknüpft finden, wie in der Furchung des Echiniden-Eies (vgl. das auf p. 17 Gesagte) oder in der Reifung des Eies von Ascaris (vgl. 3, 8), die schönsten Belege finden.

kleinkernigen, von denen ohne Zweifel der eine auf die kernhaltigen, der andere auf die kernlosen Fragmente zurückzuführen ist. Es ist nach unseren Feststellungen klar, daß für den Vergleich mit den Blastomerengastrulae nur die amphikaryotischen Fragmentgastrulae in Betracht kommen, die mit ihnen in der Chromosomenzahl übereinstimmen. Es wurden also aus den großkernigen Zwerggastrulae des Schüttelmaterials solche herausgesucht, welche den gleichen Durchmesser aufweisen wie die Gastrulae der $^1/_4$-Blastomeren. Zwei dieser letzteren sind in Fig. 17a und b abgebildet. Ihnen entspricht in der Größe mit genügender Genauigkeit die Fragmentgastrula der Fig. 14a. Man sieht sofort, daß die letztere mehr und etwas kleinere Kerne besitzt als die beiden anderen, die unter sich wieder verschieden sind. Die Zählung der in der Zeichnung wiedergegebenen Kerne der oberen Ektodermhälfte ergibt für die Fragmentgastrula 134, für die beiden Blastomerengastrulae 101 und 73. Zunächst ist, wovon schon oben gelegentlich der Kernplasmarelation die Rede war, die große Differenz in diesen letzteren Zahlen auffallend, sie dokumentiert eine Ungleichheit in der Entwickelung der isolierten Blastomeren, die unter den Fragmentlarven nach meinen Erfahrungen nicht vorkommt. Für unsere Frage aber interessiert uns nur die Tatsache, daß alle isolierten $^1/_4$-Blastomeren das Stadium der fertigen Gastrula mit einer geringeren Zellenzahl erreicht haben als die gleich großen amphikaryotischen Fragmente. Ich möchte auf diesen einen Versuch keine zu festen Schlüsse bauen. Eines zeigt er ja zum Ueberfluß noch einmal, daß der Satz der fixierten Teilungsschritte, der bereits völlig exakt durch die Vergleichung verschieden großer Fragmente widerlegt ist, nicht richtig sein kann; denn danach müßte die Fragmentgastrula 4mal so viele Zellen enthalten wie die gleich große aus einer $^1/_4$-Blastomere. Immerhin scheint es, als ob die zwei Teilungsschritte, welche die $^1/_4$-Blastomere bereits hinter sich hat, wenn sie ihre selbständige Entwickelung beginnt, ihren Zellen einen gewissen Vorsprung verleihe, so daß hier zwei verschiedene Tendenzen miteinander in Widerstreit geraten. Doch ist es sehr wohl möglich, um nicht zu sagen wahrscheinlich, daß schon im Pluteus das Prinzip der fixen Zellgröße über jene andere Tendenz den Sieg davon tragen würde[1]).

1) Eine andere Hypothese zur Erklärung des uns hier beschäftigenden Verhältnisses, die manches für sich hat, hat Driesch (22) ausgesprochen. Er meint, daß Eifragmente durch Austritt gewisser

Die zum Beweis des Satzes von der fixen Zellgröße angestellten Versuche lehren nun nichts anderes, als daß bei ganz verschiedener Ausgangsmenge an Protoplasma und somit bei ganz verschiedener Organgröße die Zellgröße die gleiche ist. Welche von den zahllosen gleichen Eigenschaften zweier solcher verglichenen Larven es ist, die unter den genannten verschiedenen Bedingungungen die feste Zellgröße bestimmt, bleibt völlig unbekannt, und an welche Möglichkeiten hier gedacht werden könnte, dafür sei die Vermutung von Driesch (24, p. 384) angeführt, daß vielleicht physikalische Verhältnisse eine Rolle spielen. Driesch vergleicht die Zellgröße mit den optischen Richtungen eines Kristalls.

Worin nun in Wirklichkeit das Wesen der Sache liegt, lehren unsere Vergleichungen der Larven mit verschiedenem Chromatingehalt. Sie zeigen, daß die Zellgröße spezifischer Organzellen gar nicht eine absolut fixe, in den Specieseigenschaften begründete ist, so daß sie überall, wo ein normaler Organismus dieser Species gebildet wird, die gleiche sein müßte. Vielmehr ergibt sie sich, wie wir oben feststellen konnten, als eine Folge des Chromatingehalts der Zelle. Und die unter typischen Verhältnissen fixe Größe, wie sie durch die oben besprochenen Untersuchungen konstatiert worden ist, stellt sich einfach als eine Folge des Umstandes dar, daß der Chromatingehalt in den Zellen der verglichenen Individuen oder Organe der gleiche ist. Die Konstante, die wir als nicht weiter analysierbar hinzunehmen haben, ist die feste Proportion zwischen Kernmenge und Protoplasmamenge, die Kernplasmarelation.

Aus dieser Einsicht dürfte sich nun auch vielleicht — worauf schon Driesch (25) auf Grund meiner eben erwähnten Erfahrungen aufmerksam gemacht hat — ein gewisses Verständnis der von zur Strassen (47) festgestellten Tatsache gewinnen lassen, daß die durch Verschmelzung zweier Eier entstehenden Riesenbildungen von Ascaris megalocephala Zellen in typischer Anzahl,

---

Substanzen an Volumen verlieren könnten, ohne dabei an lebender Substanz einzubüßen, daß sie also im Vergleich zu isolierten Blastomeren kleiner sind, als ihrer Masse an lebender Substanz entspricht. Es wird sehr schwer sein, zwischen dieser und der oben geäußerten Möglichkeit eine Entscheidnng zu treffen.

aber von doppelter Größe aufweisen, während man nach dem Satz von der fixen Zellgröße zunächst das Umgekehrte erwarten möchte. Allein die Zellen der Ascarisriesen haben auch mehr Chromatin als die eines normalen Embryo und müssen also nach unserem Gesetz der Abhängigkeit der Zellgröße von der Kerngröße auch größer sein. Allerdings stimmen, wenn die Angaben von ZUR STRASSEN völlig richtig sind, die Ascariskeime in dieser Beziehung mit denen der Echiniden nicht durchaus überein. Denn für doppelte Zellgröße haben wir bei den letzteren die doppelte Chromatinmenge nötig gefunden, wogegen die Zellen der Ascarisriesen bei doppelter Größe nur um die Hälfte mehr Chromatin besitzen als die eines normalen Embryo. Freilich ist hier noch zu beachten, daß die Erhaltung einer für jedes Stadium bestimmten Zellenzahl in der ersten Entwickelung der Ascariden von ganz anderer Bedeutung und offenbar auch mit ganz anderen Mitteln garantiert ist als bei den Echiniden, wo die Entwickelung sozusagen „schichtenweise" bewerkstelligt wird, während sie bei jenen Würmern „zellenweise" vor sich geht. So mag also hier mit der Kernplasmarelation eine andere Tendenz rivalisieren, die ihr an Stärke überlegen ist.

o) Ueber die Mesenchymzellenzahl von Bastardlarven.

Bei Bastardierung zwischen Echinus microtuberculatus ♂ und Sphaerechinus granularis ♀ habe ich (16) — im Gegensatz zu DRIESCH (21) — gefunden, daß die Mesenchymzellenzahl durch das Spermium beeinflußbar ist.

Ein Versuch ergab die Durchschnittszahlen:

$$\frac{\text{Sph. } ♂}{\text{Sph. } ♀}\ 29, \qquad \frac{\text{Ech. } ♂}{\text{Ech. } ♀}\ 46, \qquad \frac{\text{Ech. } ♂}{\text{Sph. } ♀}\ 36,$$

ein zweiter:

$$\frac{\text{Sph. } ♂}{\text{Sph. } ♀}\ 33, \qquad \frac{\text{Ech. } ♂}{\text{Ech. } ♀}\ 57, \qquad \frac{\text{Ech. } ♂}{\text{Sph. } ♀}\ 42.$$

Ließe sich für diese Erscheinung, die, wie ich DRIESCH nachempfinden kann, auf den ersten Blick etwas Befremdendes hat, vielleicht auf Grund unserer Feststellungen eine Erklärung geben? Wenn wir sehen, daß die Mesenchymzellenzahl von Partiallarven von der Größe derselben abhängig ist (DRIESCH) und daß in der normal großen diplokaryotischen Larve (vgl. Abschnitt h) die Zahl der primären Mesenchymzellen ebenso die Hälfte der normalen beträgt, wie die Gesamtzellenzahl, so werden wir annehmen dürfen,

daß ganz allgemein ein gewisses Verhältnis zwischen Mesenchymzellen- und Gesamtzellenzahl besteht. Dies wird auch durch die Tatsache bestätigt, daß die Echinuslarve, deren Mesenchymzellenzahl sich typischerweise zwischen 50 und 60 bewegt, nach MORGANS (36) Zählungen etwa die doppelte Gesamtzahl von Zellen besitzt als die Sphaerechinuslarve, deren Mesenchymzellenzahl sich im Mittel auf 33 beläuft.

Diese Differenz der Zellenzahl zwischen den beiden Arten, die sich sonach wohl auf alle Organe erstreckt, könnte nach unseren Erfahrungen auf zweierlei Momenten beruhen. Entweder das Sphaerechinus-Ei besitzt weniger Protoplasma als das Echinus-Ei, wobei natürlich nicht nur an das Volumen, sondern auch an den spezifischen organischen Plasmagehalt des Eies zu denken ist; oder der Sphaerechinuskern vermag eine größere Menge von Protoplasma zu beherrschen als der entsprechende Kern von Echinus. Im ersteren Fall wäre die Zellengröße bei beiden Objekten die nämliche, das Larvenvolumen verschieden, im letzteren würden die Larven gleich groß sein und die Zellgröße verschieden.

Vergleichen wir nun die Größenverhältnisse zwischen einer Echinus- und einer Sphaerechinuslarve, wozu die Figg. 24—27 bei SEELIGER (43) und meine Figg. 3, 4, 12, 13 (10) dienen können, so wird man dem Echinus-Ei vielleicht eine etwas größere Plasmamenge zuschreiben dürfen, aber nicht entfernt ein solches Uebermaß, daß sich dadurch die doppelte Zellenzahl erklären könnte. Die Sphaerechinuszellen müssen also größer sein als diejenigen von Echinus, wovon man sich übrigens, wenn man die Dichte der Kernstellung in den beiderlei Plutei vergleicht, direkt überzeugen kann. Es vermag somit in der Tat der Sphaerechinuskern größere Zellen zu versorgen als der Echinuskern.

Ist dies aber richtig, so läßt sich die Vergrößerung der Mesenchymzellenzahl in einer Larve, die aus einem Sphaerechinus-Ei bei Bastardierung mit einem Echinusspermium hervorgegangen ist, sehr einfach erklären. Die Bastardzellen, deren Kerne nur zur einen Hälfte Sphaerechinuschromatin, zur anderen solches von Echinus enthalten, erreichen das Optimum ihrer Kernplasmarelation erst bei einer geringeren Zellgröße als die reinen Sphaerechinuszellen, d. h. es muß in der Bastardlarve in allen Organen und also auch im Mesenchym eine größere Zahl von Zellen gebildet werden.

Damit wäre aber zum ersten Mal die Art der Beziehung

zwischen einem Larvenmerkmal und dem väterlichen Kern aufgeklärt; sie stellt sich viel einfacher dar, als man dies vermuten mochte.

p) Ueber die Mesenchymzellenzahl von Larven aus Eifragmenten.

Driesch (21) hat bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über die Zahl der Mesenchymzellen von Bastardlarven auch die Mesenchymzellenzahl von Fragmentlarven geprüft und dabei eine für unser damaliges Wissen ganz unerklärbare Variabilität gefunden. Es scheinen ihn diese Resultate überhaupt gegen die Verwertung der Fragmentlarven bei seinen Studien eingenommen zu haben, während ich selbst, wo der Versuch die Wahl zwischen einem Fragment und einer isolierten Blastomere läßt, das erstere für das günstigere Objekt halten möchte.

Ich glaube nun, daß die verschiedenen Tatsachen, die im Vorstehenden festgestellt worden sind, die Befunde von Driesch, wenn auch nicht in allen Einzelheiten, so doch in der Hauptsache, zu erklären gestatten.

Driesch hat die Fragmentlarven, die er zu den in Rede stehenden Zählungen verwendete, in der Weise gewonnen, daß er bereits befruchtete Eier zerschüttelte und aus diesem Material solche Fragmente, welche das Spermium enthielten, isolierte. Es ist in seiner Mitteilung keine Rede davon, ob er hierbei darauf geachtet hat, daß in diesen Fragmenten der Eikern vorhanden war; lag ja auch für ihn kaum eine Veranlassung vor, diesen Punkt zu berücksichtigen. Nach der Art, wie er seinen Versuch beschreibt, halte ich es für zweifellos, daß er sowohl Fragmente mit, wie solche ohne Eikern ausgewählt hat. Denn bis das, nach der Befruchtung geschüttelte, Eimaterial zur Isolation fertig ist und bis nur einige Stücke isoliert sind, ist so viel Zeit vergangen, daß sich die Spermasphäre mit ihrem hellen Zentrum mächtig entfaltet und dem Eikern angelagert hat. Bei der schwachen Vergrößerung, die man nur anwenden kann, will man die Objekte nicht mit einem Deckglas bedecken, ist es schon nach ziemlich kurzer Zeit nicht mehr möglich, zu entscheiden, ob in dem hellen Fleck ein Eikern vorhanden ist oder nicht.

Unter diesen Umständen dürfen wir es als sicher betrachten, daß Driesch bei seinen Zählungen amphi- und hemikaryotische Larven, ohne sie unterscheiden zu können, geprüft hat, d. h. also zwei Typen, von denen der eine bei gleicher Größe doppelt so

viele Zellen besitzt als der andere. Die von Driesch für das primäre Mesenchym gefundenen Zahlen stimmen damit aufs Beste überein.

Die Zahl der Mesenchymzellen bei den normalen Ganzlarven von Echinus beträgt zwischen 50 und 60. Ist das Eifragment amphikaryotisch und etwa von der halben Größe des Eies, so enthält die Larve nach dem Satz von der fixen Zellgröße die halbe Mesenchymzellenzahl der Ganzlarve, d. i. 25—30. Ist aber das Fragment hemikaryotisch und gleichfalls von halber Eigröße, so enthält die Larve, nach dem Satz von der umgekehrten Proportion zwischen Chromatinmenge und Zellenzahl, doppelt so viele Mesenchymzellen wie die gleich große amphikaryotische, also wieder 50—60, wie die Ganzlarve.

Diese beiden Zahlengruppen sind bei Driesch in der Tat vertreten. Wir finden unter seinen Zählungen einerseits die Zahlen:

54, 56, 50, 60, 55, 55, 50, 52, 52, 56, 55, 50,

andererseits 28, 30, 30, 25, 30, 30, 28, 30, 30, 25, 25, 30, 25, 30, 28, 28, 25, 28, 28, 30, 25, 30, 30.

Daß die Zahlen der letzteren Gruppe (und auch in der Nähe befindliche Zahlen) viel häufiger auftreten als die der ersteren, erklärt sich sehr einfach daraus, daß kernhaltige Fragmente von so beträchtlicher Größe viel häufiger vorkommen als kernlose. Es erscheint uns ferner bei dieser Deutung ganz natürlich, daß, wie Driesch speziell hervorhebt, eine Larve mit 55 Mesenchymzellen kleiner gefunden werden konnte als eine andere mit 30, und es ist, wenn man die große Variabilität in der Mesenchymzellenzahl normaler Larven berücksichtigt, auch in keiner Weise auffallend, wenn Driesch bei 2 gleich großen Larven die Zahlen 55 und 32 konstatiert hat. Nach unserer Deutung handelt es sich hier um 2 Larven von etwas mehr als halber Eigröße, von denen die erstere amphikaryotisch, die letztere hemikaryotisch war.

Mit dem bisher betrachteten, die Zellenzahl variierenden Moment, welches in der verschiedenen Chromatinmenge gegeben ist, konkurriert nun aber in dem Versuch von Driesch noch ein zweites, welches durch die verschiedene Größe der Objekte bedingt wird. Um zwei Beispiele anzuführen, so muß eine amphikaryotische Fragmentlarve von $^1/_3$ Eigröße nach dem Satz von der fixen Zellgröße ungefähr 17—20, eine gleich große hemikaryotische 34—40 Mesenchymzellen besitzen; eine amphikaryotische Fragmentlarve von $^2/_3$ Eigröße wird, wie die eben genannte hemikaryotische, 34—40 Mesenchymzellen aufweisen, während hemikaryotische von

$^2/_3$ Eigröße 68—80 enthalten müssen[1]). In dieser Weise erklären sich nun die besonders häufigen Zahlen, die zwischen jenen der beiden oben aufgeführten Gruppen in der Mitte stehen:
32, 32, 47, 34, 34, 32, 45, 32, 32, 38, 40, 40, 34, 34, 33, 40, 38, 47, 35, 43, 40, 44, 36, 40, 40, 37, 40, 45, 45, 35, 35, 35, 35, 45, 40, 48, 32, 40, 40, 41, 33, 35, 38, 40,
sowie die nur einmal konstatierte niedrigste Zahl 20.

Damit dürfte die scheinbare Regellosigkeit ihren Sinn erhalten haben; sie erklärt sich aus der verschiedenen Kombination dreier Variablen: 1) der allgemeinen Variabilität der Mesenchymzellenzahl, welche schon bei normalen Larven im Verhältnis von 2 : 3 schwanken kann (vgl. 16, p. 342) und bei den aus verschiedenen Eiregionen stammenden Fragmenten mindestens ebenso variabel sein wird, 2) des in zwei Größen vorkommenden Chromatingehalts und 3) der innerhalb gewisser Grenzen in allen Abstufungen wechselnden Fragmentgröße.

V. Zusammenfassung.

Da sich die hauptsächlichsten Resultate der mitgeteilten Untersuchungen in einige scharf formulierbare Sätze kleiden lassen, seien diese zum Schluß übersichtlich zusammengestellt.

1) Abnorme Chromosomenzahl des Eies oder einer Blastomere, mag sie gegenüber der Norm erhöht oder erniedrigt sein, erhält sich, falls nicht eine weitere Abnormität interveniert, unverändert durch alle Zellenfolgen sicher bis ins Gastrulastadium und nach allen Anzeichen auch weiterhin. Eine Regulation zur Normalzahl findet nicht statt. Die Echiniden verhalten sich hierin ebenso, wie ich es früher für Ascaris nachgewiesen habe.

2) Da die einzelnen Chromosomen in diesen Fällen abnormer Anzahl ihr typisches Volumen bewahren, besitzen die Larven mit verminderter Chromosomenzahl entsprechend kleinere, die mit er-

---

1) Larven aus kernlosen Eifragmenten von mehr als halber Eigröße werden, bei der Lage des Eikerns im Ei, sehr selten sein. Driesch hat solche, nach seinen Zahlenangaben zu schließen, überhaupt nicht vor sich gehabt. Ich selbst habe in einer hemikaryotischen Gastrula von Strongylocentrotus, für welche Species die normale Mesenchymzellenzahl höchstens 50 beträgt, ungefähr 70 Mesenchymzellen gezählt; leider habe ich für dieses Objekt versäumt, die Größe festzustellen.

höhter entsprechend größere Kerne, und zwar ergibt die Messung, daß die Kernoberfläche der Chromosomenzahl direkt proportional ist.

3) Die Größe der Larvenzellen ist eine Funktion der in ihnen enthaltenen Chromatinmenge, und zwar ist das Zellvolumen der Chromosomenzahl direkt proportional.

4) Die Zahl der Larvenzellen ist der in ihnen enthaltenen Chromatinmenge (Chromosomenzahl) umgekehrt proportional.

5) Das Verhältnis der gesamten Protoplasmamenge einer Larve zur gesamten Chromatinmenge ist bei verschiedener Chromosomenzahl konstant.

6) Die Zahl der Larvenzellen ist, unter der Voraussetzung gleicher Chromatinmenge (Boveri), der Protoplasmamenge des Eies proportional (Morgan, Driesch).

7) In den sub 3—6 aufgeführten Sätzen spricht sich die Tendenz und das Vermögen des Organismus aus, bei beliebiger, in der Ausgangszelle gegebener Kombination von Protoplasmamenge und Chromatinmenge, in den Larvenzellen ein bestimmtes, wenn auch innerhalb gewisser Grenzen bewegliches Verhältnis zwischen Chromatinmenge und Protoplasmamenge (R. Hertwigs Kernplasmarelation) herzustellen.

8) Das Mittel, das dem Echinidenkeim zum Zweck dieser Regulation zur Verfügung steht, ist die Regulierbarkeit der Zahl der Zellteilungen. Bei abnorm viel Chromatin oder abnorm wenig Protoplasma wird die Zahl der Zellteilungen gegenüber der Norm vermindert, im umgekehrten Fall erhöht. Daß aber die verschiedene Zahl der Zellteilungen in dieser Hinsicht regulatorisch wirken kann, rührt daher, daß 1) die Entwickelung in allen Fällen mit einem Uebermaß auf Seiten des Protoplasmas beginnt, und daß 2) dieses Mißverhältnis zwischen Protoplasmamenge und Chromatinmenge dadurch bei jedem Teilungsschritt kleiner wird, daß in jeder Tochterzelle das Protoplasmavolumen gegenüber dem der Mutterzelle ungefähr auf die Hälfte vermindert ist, wogegen der Kern in der Tochterzelle annähernd auf das gleiche Volumen wieder heranwächst, das der Kern der Mutterzelle besessen hatte.

9) Die Normalität der Entwickelung ist vermöge der nachgewiesenen Regulationsfähigkeit innerhalb von Grenzen, die sich nahezu wie 1 : 4 verhalten, von der Chromosomenzahl unabhängig; ja selbst die Normalität eines und desselben Individuums wird nicht gestört, wenn seine einzelnen Bereiche im Chromatingehalt der Zellen differieren.

10) Wenn im Vorstehenden immer nur von Quantitäten die Rede war, so muß nun noch hinzugefügt werden, daß, wie ich aus anderen Versuchen geschlossen habe (15, 18) und in einer späteren Arbeit ausführlicher darlegen werde, nicht ein bestimmtes Quantum beliebiger Chromosomen zur Normalität der Entwickelung genügt, sondern daß die als verschiedenwertig anzunehmenden Chromosomen der Echiniden nur dann, wenn in jedem Kern alle Arten vertreten sind, die zur normalen Ontogenese nötigen Leistungen aufzubringen vermögen. Das zur normalen Entwickelung nötige Minimum ist danach vermutlich in jener Chromosomenzahl gegeben, welche alle Arten in mindestens einem Repräsentanten umfaßt.

Literaturverzeichnis.

1) Amelung, E., Beziehungen zwischen dem Volumen der Zellen und dem Volumen der Pflanzenorgane. Dissert. Würzburg, 1893.
2) Boveri, M., Ueber Mitosen bei einseitiger Chromosomenbindung. Jen. Zeitschr., Bd. XXXVII, 1903.
3) Boveri, Th., Zellen-Studien I, Jena 1887.
4) — Ueber den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, Bd. III, 1887.
5) — Ueber partielle Befruchtung. Sitz.-Ber. der Ges. f. Morph. u. Phys. München, Bd. IV, 1888.
6) — Zellen-Studien II, Jena 1888.
7) — Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, Bd. V, 1889.
8) — Zellen-Studien III, Jena 1890.
9) — Befruchtung. Ergebnisse der Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. I, 1892.
10) — Ueber die Befruchtungs- und Entwickelungsfähigkeit kernloser Seeigel-Eier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. II, 1895.
11) — Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Sitz.-Ber. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, Jahrg. 1896.
12) — Die Entwickelung von Ascaris meg. mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. C. v. Kupffer, Jena 1899.
13) — Merogonie und Ephebogenesis, neue Namen für eine alte Sache. Anat. Anz., Bd. XIX, 1901.
14) — Ueber die Polarität des Seeigel-Eies. Verh. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. XXXIV, 1901.
15) — Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. der Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. XXXV, 1902.
16) — Ueber den Einfluß der Samenzelle auf die Larvencharaktere der Echiniden. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XVI, 1903.
17) — Ueber das Verhalten des Protoplasmas bei monozentrischen Mitosen. Sitz.-Ber. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, Jahrg. 1903.
18) — Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena 1904.

19) Delage, Y., Etudes sur la mérogonie. Arch. de Zool. expér., T. VII, 1899.
20) — Etudes expérimentales sur la maturation cytoplasmique et sur la parthénogénèse expérimentale. Ibid., T. IX, 1901.
21) Driesch, H., Ueber rein mütterliche Charaktere an Bastardlarven von Echiniden. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VII, 1898.
22) — Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VI, 1898.
23) — Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. IV. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. X, 1900.
24) — Die isolierten Blastomeren des Echinidenkeimes. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. X, 1900.
25) — Neue Antworten und neue Fragen der Entwickelungsphysiologie. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. XI, 1902.
26) Gerassimow, J. J., Ueber den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle. Bull. Soc. imp. Naturalistes Moscon, 1901.
27) — Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allgem. Physiol., Bd. I, 1902.
28) — Zur Physiologie der Zelle. Bull. Soc. imp. Naturalistes Moscou, 1904.
29) Heidenhain, M., Neue Untersuchungen über die Zentralkörper etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIII, 1894.
30) Herla, V., Etude des variations de la mitose chez l'Ascaride még. Arch. de Biol., T. XIII, 1893.
31) Hertwig, R., Ueber die Entwickelung des unbefruchteten Seeigel-Eies. Festschr. f. C. Gegenbaur, Leipzig 1896.
32) — Ueber Korrelation von Zell- und Kerngröße etc. Biol. Centralbl., Bd. XXIII, 1903.
33) Kathariner, L., Ueber die Entwickelung des Gyrodactylus elegans v. Nrdm. Zool. Jahrb., Suppl. VII, Festschr. f. A. Weismann, 1904.
34) Morgan, T. H., The Fertilization of non-nucleated Fragments of Echinoderm-Eggs. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. II, 1895.
35) — Studies of the „Partial" Larvae of Spaerechinus. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. II, 1895.
36) — Experimental Studies of the Blastula- and Gastrula-Stages of Echinus. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. II, 1895.
37) — The Proportionate Development of Partial Embryos. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XIII, 1901.
38) — The Gastrulation of the Partial Embryos of Sphaerechinus. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XVI, 1903.
39) Petrunkewitsch, A., Künstliche Parthenogenese. Zool. Jahrb., Snppl. VII, Festschr. f. A. Weismann, 1904.
40) Rabl, C., Ueber den Bau und die Entwickelnng der Linse. III. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVII, 1899.
41) Sachs, J., Physiologische Notizen. VI. Flora, Jahrg. 1893.
42) Schmidt, H., Zur Kenntnis der Larvenentwickelnng von Echinus microtnberculatus. Verh. d. Phys.-med. Ges. Würzbnrg, N. F. Bd. XXXVI, 1904.

43) Seeliger, O., Gibt es geschlechtlich erzengte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften? Arch. f. Entw.-Mech., Bd. I, 1894.
44) — Bemerkungen über Bastardlarven der Seeigel. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. III, 1896.
45) Stevens, N. M., Experimental Studies on Eggs of Echinus microtnberculatus. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XV, 1902.
46) Strasburger, E., Ueber die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße. Histol. Beiträge, V, 1893.
47) zur Strassen, O., Ueber die Riesenbildung bei Ascaris-Eiern. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VII, 1898.
48) Teichmann, E., Ueber Furchnng befruchteter Seeigel-Eier ohne Beteiligung des Spermakerns. Jen. Zeitschr., Bd. XXXVII, 1902.
49) — Ueber Beziehungen zwischen Astrosphären und Furchen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XVI, 1903.
50) Wilson, E. B., Archoplasm, Centrosome and Chromatin in the Seanrchin-Egg. Journ. of Morph., Vol. XI, 1895.
51) — Experimental Studies in Cytology. I. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XII, 1901.
52) — Experimental Studies in Cytology. II and III. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XIII, 1901.
53) Winkler, H., Ueber Merogonie und Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, 1901.
54) Ziegler, H. E., Experimentelle Stndien über die Zellteilung. II. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VI, 1898.
55) Zoja, R., Sulla indipendenza della cromatina paterna e materna nel nncleo delle cellnle embrionali. Anat. Anz., Bd. XI, 1895.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Jnnger Pluteus ans einem isoliert gezüchteten kernhaltigen Eifragment von Echinns microtnb. a Totalansicht von hinten. Seewasser-Formol. b Analwand mit ihren Kernen. Vergr. ca. 650. c Optischer Schnitt der Scheitelwand. Vergr. ca. 2000.

Fig. 2. Junger Plnteus aus einem isoliert gezüchteten kernlosen Eifragment von den gleichen Eltern wie der der Fig. 1. a Totalansicht von hinten. Seewasser-Formol. b Analwand mit ihren Kernen. Vergr. ca. 650. c Optischer Sohnitt der Scheitelwand. Vergr. ca. 2000.

Fig. 3. Ektodermkerne einer Gastrnla von Echinus miorotnb., aus einem isoliert gezüchteten kernhaltigen Fragment stammend. Vergr. ca. 2000.

Fig. 4. Desgleichen von den gleichen Eltern. Vergr. ca. 2000.

Fig. 5. Desgleichen von den gleichen Eltern, aus einem isoliert gezüchteten kernlosen Fragment stammend. Vergr. ca. 2000.

Fig. 6. Kerne der Scheitelwand eines jungen Plnteus von Echinus microtnb., aus einem isoliert gezüchteten kernlosen Fragment stammend.

Fig. 7a und b. Kernteilnngsfiguren aus einer Monastergastrula von Strongylocentrotus liv. Vergr. ca. 2000.

Fig. 8a nnd b. Desgleichen aus einer normalen Gastrula der gleichen Eltern. Vergr. ca. 2000.

Fig. 9a nnd b. Desgleichen aus einer kleinkernigen hemikaryotischen Fragmentgastrula von Strongylocentrotus lividus. Vergr. ca. 2000.

Fig. 10a. Kernteilnngsfigur (Aequatorialplatte) ans einer großkernigen (amphikaryotischen) Fragmentgastrula von Strongylocentrotus lividus. Vergr. ca. 2000.

Fig. 10b. Desgleichen ans einer kleinkernigen (hemikaryotischen) Fragmentgastrula der gleichen Eltern. Vergr. ca. 2000.

Fig. 11. Sämtliohe Chromosomen einer Teilungsfigur aus einer kleinkernigen (hemikaryotischen) Fragmentgastrula der gleichen Eltern.

Fig. 12. Ektodermkerne eines Pluteus von Echinus miorotnb., ans einem im Jahr 1889 isoliert gezüchteten kernlosen Fragment stammend. Vergr. ca. 2000.

Tafel II.

Fig. 13. Animale Hälfte einer amphikaryotischen Fragmentgastrula von Strongylocentrotus livid. Vergr. 650.

Fig. 14a. Desgleichen. Vergr. ca. 650.

Fig. 14b. Einige Ektodermkerne dieser Larve. Vergr. ca. 2000.

Fig. 15. Animale Hälfte einer hemikaryotischen Fragmentgastrula von Strongylocentrotus liv. Gleiche Eltern wie Fig. 13 und 14. Vergr. ca. 650.

Fig. 16a. Desgleichen. Vergr. ca. 650.

Fig. 16b. Einige Ektodermkerne dieser Larve. Vergr. ca. 2000.

Fig. 17a, b. Gastrulae aus $^1/_4$-Blastomeren von Strongylocentrotus liv., vom animalen Pol gesehen. Gleiche Eltern wie Fig. 13—16. Vergr. ca. 650.

Fig. 18. Normale Gastrula von Strongylocentrotus lividus. a Optischer Durchschnitt, vom animalen Pol gesehen. Seewasser-Formol. b Gleiche Ansicht, mit den Kernen des Ektoderms. Vergr. ca. 650. c Einige Ektodermkerne. Vergr. ca. 2000.

Fig. 19. Monastergastrula, von den gleichen Eltern wie die normale Gastrula der Fig. 18. a Optischer Durchschnitt, vom animalen Pol gesehen. Seewasser-Formol. Gleiche Vergrößerung wie Fig. 18a. b Gleiche Ansicht, mit den Kernen des Ektoderms. Vergr. ca. 650. c Einige Ektodermkerne. Vergr. ca. 2000.

Fig. 20. Einige Kerne der Scheitelwand eines normalen Pluteus von Strongylocentrotus liv. Gleiche Eltern wie Fig. 18 und 19. Vergr. ca. 2000.

Fig. 21. Desgleichen von einem rudimentären Monasterplutens der gleichen Eltern.

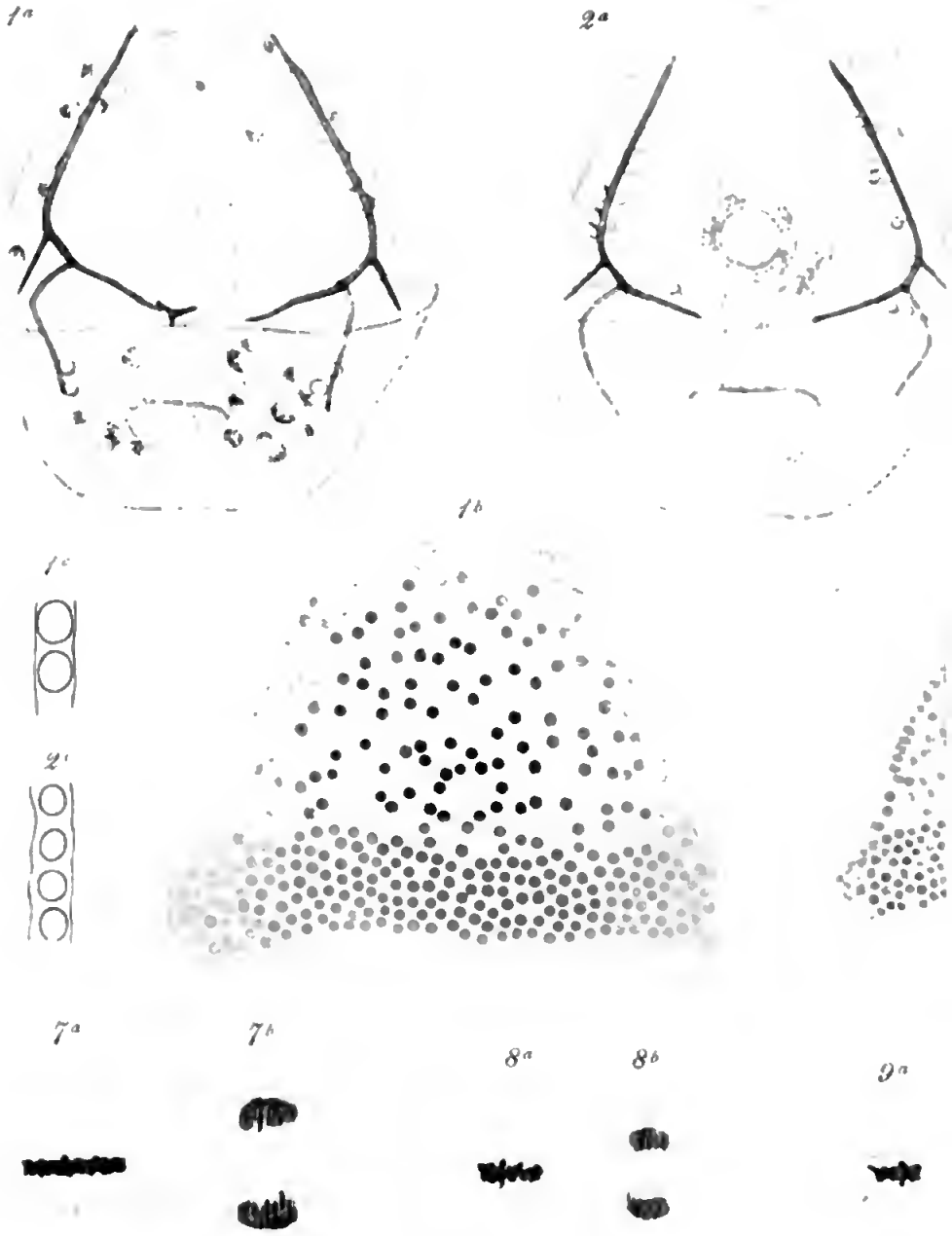
Fig. 22. Gastrula aus einem Ei von Strongylocentrotus liv., bei dessen erster Teilung der ganze Spermakern in die eine Blastomere überging. a Optischer Durchschnitt. Seewasser-Formol. b Aehnlicher optischer Durchschnitt nach dem gefärbten Präparat. Vergr. ca. 650. c Ektoderm in der Umgebung des Urmundes. Vergr. ca. 650. d Einige Ektodermkerne. Vergr. ca. 2000.

Fig. 23. Ein Stück Wimperschnur aus einem dispermen Pluteus von Strongylocentrotus lividus. Vergr. ca. 650.

Fig. 24. Ektoderm in der Umgebung des Urmundes von einer dispermen Gastrula von Strongylocentrotus lividus. Vergr. ca. 650.

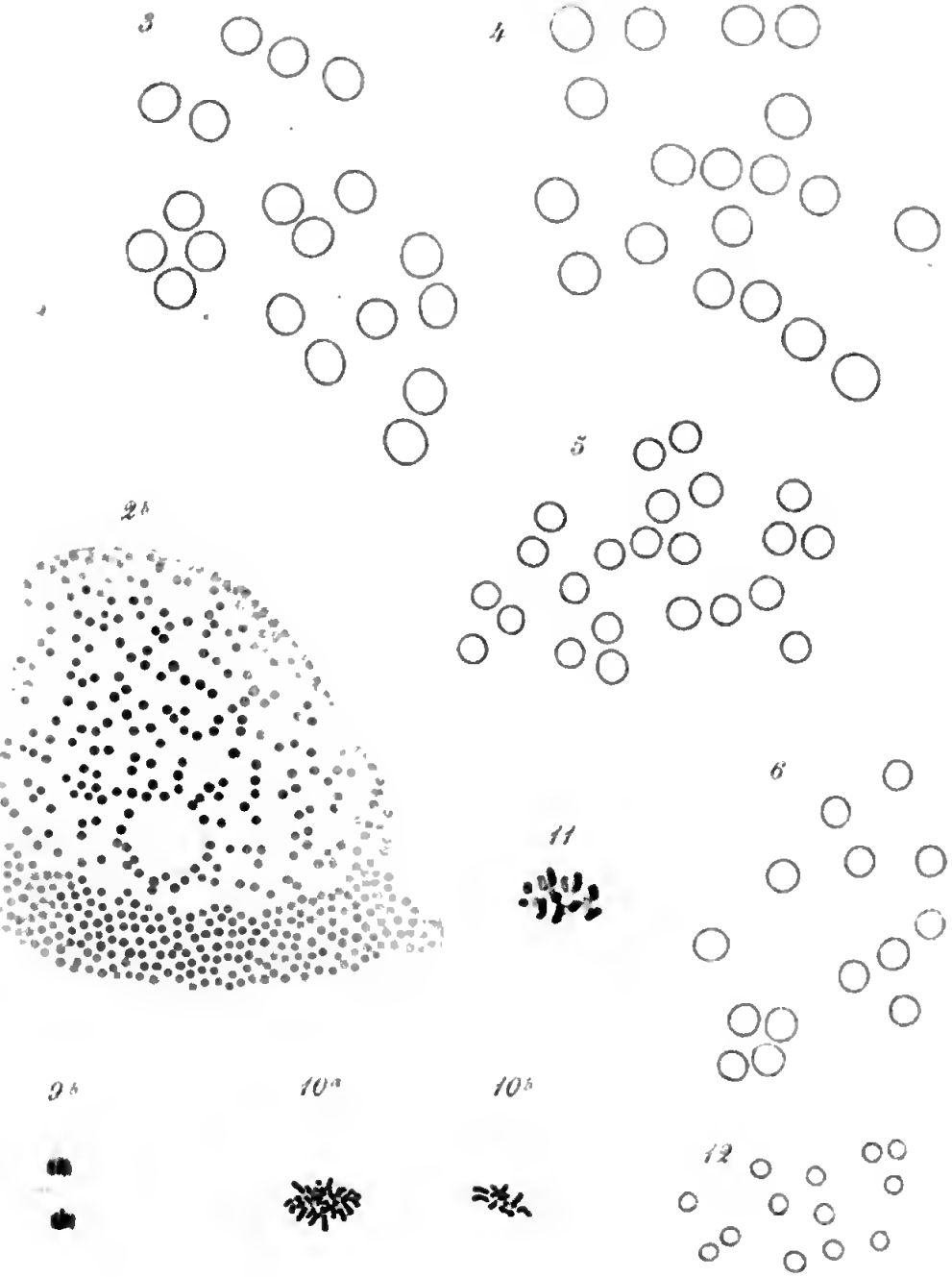
Fig. 25. Dispermer Pluteus von Echinus microtuberculatus. a In der Ansicht vom Scheitel mit den Ektodermkernen der oberen Larvenhälfte. Vergr. ca. 650. b Einige Ektodermkerne dieser Larve. Vergr. ca. 2000.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1909



Boveri, Zellen-Studien V.

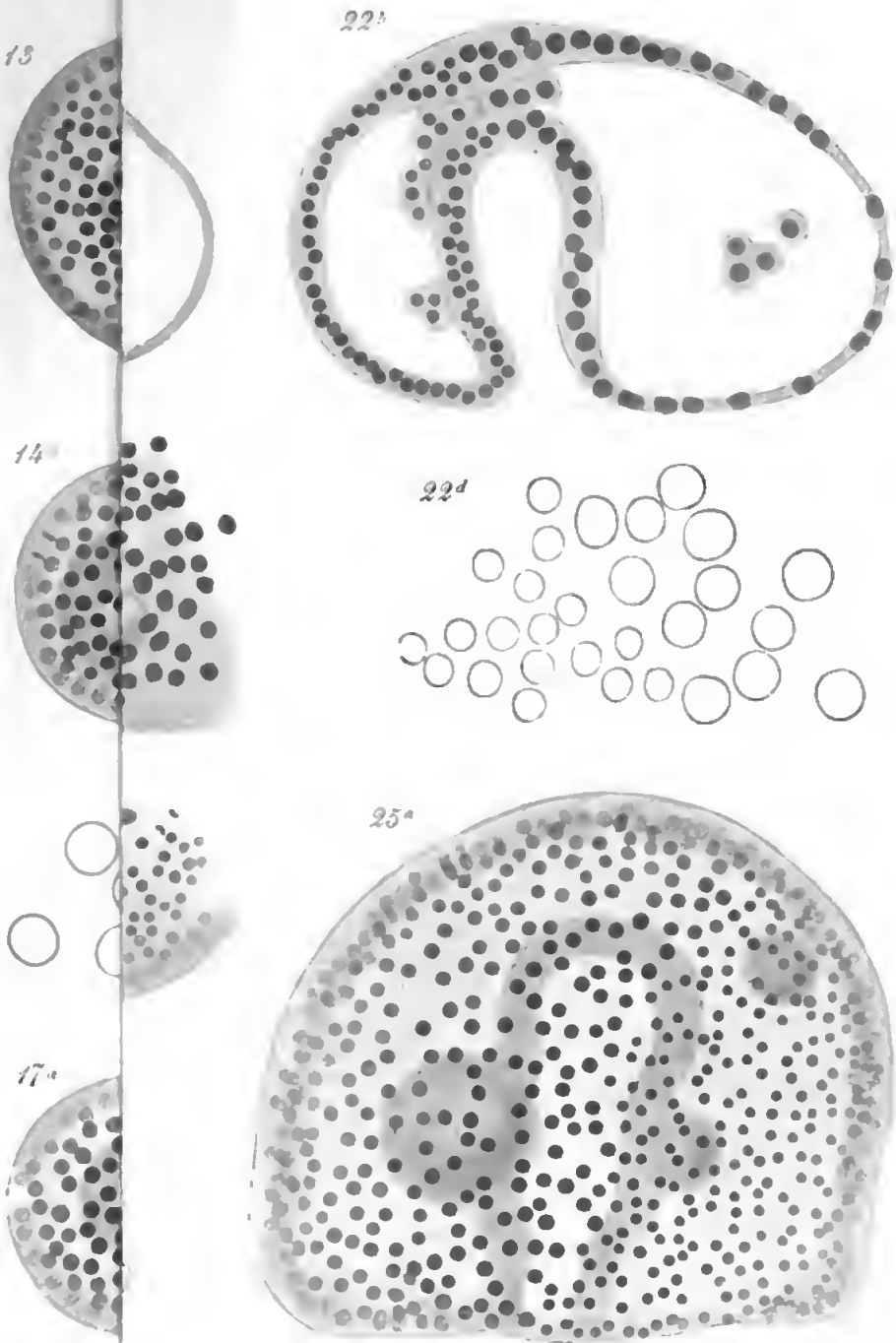
Verlag von Gustav



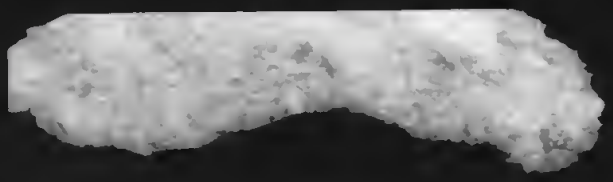
Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W. 35.

ischer in Jena.

Digitized by Google



Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W. 35.



XX 001 821 837